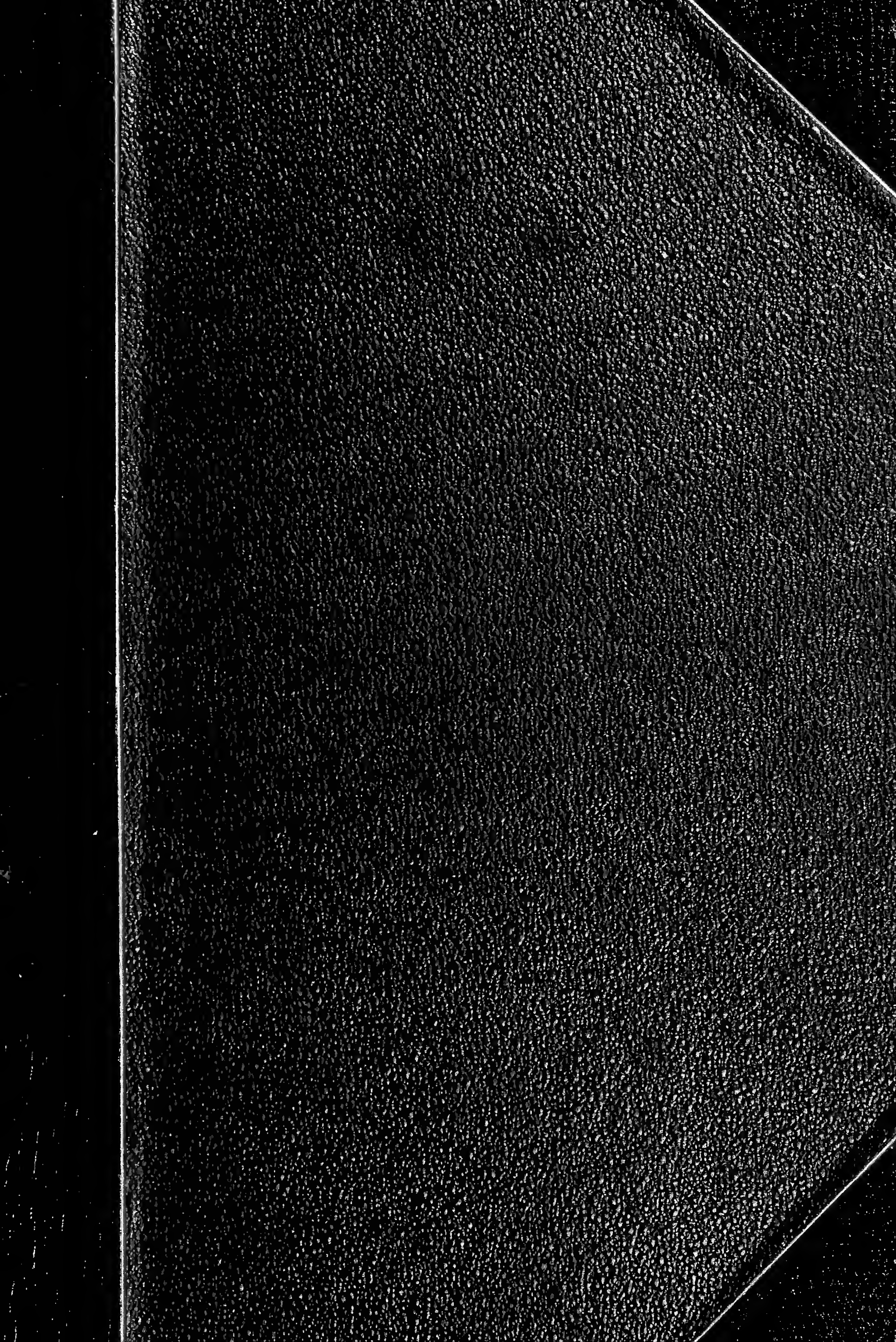






Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 10 Tafeln und 62 Abbildungen im Text.

1914
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.



Inhalt.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXI.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 1. Oktober 1913.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

A quantitative study of the factors influencing the weight of the bean seed. — I. Intra-ovarial correlations.

By

J. Arthur Harris,

Carnegie Institution of Washington, U. S. A.

With plate I to IV (figures 1—4).

I. Introductory remarks.

It is one of the functions of the science of vegetable physiology to discover and record the factors which influence the size, form, rate of development, etc., of the individual or its parts. Various names have been applied to this field of research and the most diverse methods have been called into use for the solution of the problems with which it abounds. No apology is needed, therefore, for considering any problem of the factors which underlie the form or magnitude of the structural elements of the organism. Nor should a defense of any method of attack, involving accurately determined facts and logically sound methods of analysis, be necessary. The general problem set in the present paper is, „What factors determine the weight of the seed in the garden bean, *Phaseolus vulgaris,* and what, quantitatively, is the significance of each?"

This question has the interest of any problem in „Entwicklungsmechanik". In addition, it has a very real pertinence in evolutionary studies. The size of the bean seed is the character dealt with in some of the most discussed evolutionary questions of the present time; some writers have been most dogmatic concerning the physiological factors to which the variation curve in the weight of the bean seed is due. The results of this study show, if we may anticipate, that however probable they may seem on the surface such statements as have been made require checking against actual data.

The analytical methods employed are those of the modern higher statistics, which are steadily gaining ground as tools of research. No other technique known to me is capable of attacking the kind of problem with which we have to deal.

The present section deals solely with the interrelationships between the characters of the pod and the weight of the seed. It touches on no factors except those peculiar to the fruits in which the seeds are borne — the pods drawn from a „general population" produced by the cultivation under ordinary garden or field conditions of a reasonably homogeneous variety. Thus the material has no experimental artificiality. We are, in fact, studying the physiology of seed development as it normally goes forward. Factors which for the present are left entirely out of account will be taken up in detail later.

II. Presentation and analysis of data.

The portion of the data discussed here consists of five series derived from several hundreds of plants, and comprising altogether 23,312 individually weighed seeds. These will be referred to hereafter by key letters. They are:

L. Golden Wax. Grown at Lawrence, Kansas, 1906. 2861 seeds.

LL. Golden Wax. Plants the offspring of the L. series. Grown at Lawrence, Kansas, 1907. 3947 seeds.

GG. Burpee's Stringless. Grown at the Missouri Botanical Garden, 1907. 8364 seeds.

NH. Navy. Grown near Sharpsburg, Ohio, 1907. 5778 seeds.

ND. Navy. Another series, grown, under very different conditions, near Sharpsburg, Ohio, 1907. 2362 seeds.

The characteristics of these varieties and the cultural conditions under which they were grown have been or will be described for other purposes elsewhere. The most exact description of the pods and of the seeds is furnished by the physical constants derivable from the tables of data.

The Influence of Number of Ovules and of Number of Seeds per Pod.

The data may be best shown in a series of condensed tables, in Table I. Here, the first column shows the number of ovules formed (the denominator) and the number of seeds developing (the numerator) in the pods considered. The number of seeds weighed and the total weight (in working units of .025 grams) of seeds produced for each class of pods is given in the 5 pairs of columns.[1])

[1]) From the data in this table, the physical constants (means, standard deviations and coefficients of variation) for ovules per pod, seeds per pod, ovules failing to develop per pod, and seed/ovule index can be calculated, as well as the rough moments for the correlations between these characters and seed weight. The correlations are completed by a knowledge of the variation constants for seed weight by a method explained elsewhere (Amer. Nat. Vol. 44. 1910. p. 693—699.)

The seriations of weights of seed, which are essential for completing the correlation coefficients, form Table II.

Table I.

Seed/Ovule Fraction	Series L		Series LL		Series GG		Series NH		Series ND	
	F	Total Weight	F	Total Weight	F	Total Weight	F	Total Weight	F	Total Weight
1/1	—	—	4	46	—	—	—	—	—	—
1/2	5	80	11	158	5	76	4	41	1	8
2/2	10	165	10	137	2	37	—	—	4	30
1/3	16	265	32	455	14	220	1	12	24	172
2/3	30	495	39	549	18	331	4	47	90	673
3/3	24	361	16	205	11	160	9	100	173	1355
1/4	49	831	96	1371	57	1032	9	87	25	196
2/4	198	3202	206	2911	121	2095	37	375	177	1320
3/4	228	3478	161	2179	168	2851	74	746	446	3307
4/4	108	1721	64	870	75	1315	97	972	911	6971
1/5	57	1022	153	2232	168	3174	20	172	3	26
2/5	252	4135	476	6843	462	8451	90	865	15	116
3/5	411	6421	566	8004	594	10401	261	2486	66	448
4/5	424	6622	504	6866	460	8112	468	4571	158	1114
5/5	300	4396	274	3638	274	4617	758	7255	244	1799
1/6	14	245	52	766	190	3570	14	130	—	—
2/6	108	1859	197	2913	666	12090	111	1021	—	—
3/6	126	2013	386	5711	922	16224	322	3062	—	—
4/6	192	2965	357	4988	810	14064	590	5649	9	61
5/6	210	3051	213	2919	541	9270	990	9355	6	33
6/6	90	1354	59	845	264	4475	1121	10558	10	76
1/7	2	38	5	70	108	1958	5	47	—	—
2/7	2	28	8	133	300	5328	24	217	—	—
3/7	—	—	14	202	483	8408	38	359	—	—
4/7	—	—	20	270	471	8151	82	774	—	—
5/7	5	75	15	208	317	5484	218	1907	—	—
6/7	—	—	4	47	246	4213	189	1727	—	—
7/7	—	—	—	—	71	1251	220	2029	—	—
1/8	—	—	—	—	25	463	—	—	—	—
2/8	—	—	2	34	61	1089	—	—	—	—
3/8	—	—	—	—	113	2095	—	—	—	—
4/8	—	—	—	—	109	1959	4	40	—	—
5/8	—	—	—	—	90	1558	5	33	—	—
6/8	—	—	3	47	66	1222	6	49	—	—
7/8	—	—	—	—	26	477	7	57	—	—
8/8	—	—	—	—	20	339	—	—	—	—
1/9	—	—	—	—	1	17	—	—	—	—
2/9	—	—	—	—	5	90	—	—	—	—
3/9	—	—	—	—	11	190	—	—	—	—
4/9	—	—	—	—	9	184	—	—	—	—
5/9	—	—	—	—	2	30	—	—	—	—
6/9	—	—	—	—	6	112	—	—	—	—
7/10	—	—	—	—	2	34	—	—	—	—
	2861	44822	3947	55617	8364	147217	5778	54743	2362	17705

The variation constants do not concern us at present. We pass at once to the correlations, given with their probable errors in Table III.

All are of a low order of magnitude. Of the 20,16 would ordinarily be considered statistically significant in comparison with

Table II.

Weight	Series L	Series LL	Series GG	Series NH	Series ND
3	—	—	—	2	1
4	1	—	—	2	28
5	5	1	1	14	108
6	8	13	3	87	339
7	15	24	4	361	733
8	32	47	25	1049	681
9	38	146	36	1507	317
10	81	191	74	1369	126
11	96	321	137	879	24
12	144	401	220	363	5
13	217	499	383	101	—
14	336	547	523	33	—
15	339	520	689	11	—
16	401	431	919	—	—
17	305	343	1073	—	—
18	304	216	1016	—	—
19	232	150	923	—	—
20	184	53	784	—	—
21	69	24	612	—	—
22	28	12	390	—	—
23	15	7	250	—	—
24	9	1	161	—	—
25	1	—	80	—	—
26	1	—	38	—	—
27	—	—	14	—	—
28	—	—	5	—	—
29	—	—	3	—	—
30	—	—	1	—	—

Table III.[1]

Series	Ovules and Weight	Seeds and Weight	Ovules Failing and Weight	Seed/ovule Index and Weight
L	— .0401	— .2051	+ .1905	— .1991
	± .0126	± .0121	± .0122	± .0121
LL	+ .0586	— .1068	+ .1473	— .1388
	± .0107	± .0095	± .0084	± .0087
D	— .1227	— .0069	— .0859	+ .0745
	± .0118	± .0139	± .0138	± .0131
H	— .1410	— .0599	— .0273	+ .0094
	± .0087	± .0088	± .0089	± .0088
GG	+ .0109	— .1007	+ .1016	— .1126
	± .0073	± .0073	± .0073	± .0073
Average	— .0469	— .0959	+ .0652	— .0732

their probable errors. But it must be remembered that when correlation is low the probable error calculated by the ordinary formula

[1]) Sheppard's Correction was applied to Seed Weight.

is not to be given the same weight as in the case of coefficients of moderate values. Again, the N used in the calculation of the probable errors is the number of seeds weighed, not the number of pods involved, many of the pods furnishing two or more seeds. Possibly, the number of pods rather than the number of seeds weighed should have been employed. This would give higher probable errors. In view of these facts, much stress cannot be laid upon the ratio of the constants to their probable errors. Deductions must be drawn rather from the general run of the constants.

Consider, first, the relationships for the number of ovules per pod. Three of the constants are negative and two are positive. The highest is only —.123, while the average of the five is —.047. Thus the influence of the number of ovules upon seed weight is very slender indeed. Expressing it in terms of regression as has already been done,[1] we find:

Series of Plants	Regression Straight Line Equation	Rate of Change in Grams
L	$W = 16.4645 - .1597\ o$	.0040
LL	$W = 13.0281 + .2060\ o$	.0052
GG	$W = 17.3881 + .0354\ o$	.0009
NH	$W = 11.0961 - .2806\ o$	.0070
ND	$W = 8.5554 - .2853\ o$	.0071

Thus the highest absolute change in seed weight for a variation of one ovule per pod is .28 units, or 70/10,000th gram! The mean value, regarding signs, is but 24/10,000th gram.

When one takes into consideration that the number of ovules and the number of seeds per pod are correlated,[2] one can hardly assert on the basis of the present materials, extensive though they may be, whether there is any relationship at all between the number of ovules in a pod and the weight of the seeds which it matures.[3]

For number of seeds per pod, the results are steadier. In all, the sign of the correlation is negative. In 4 of the 5 cases, the constant is nominally significant in comparison with its probable error. The mean correlation is —.096.

---

[1]) Harris, J. Arthur, On the Relationship between the Bilateral Asymmetry of the Unilocular Fruit and the Weight of the Seed which it Produces. (Science. N. S. 36. 1912, p. 414—415.)

[2]) For actual constants in many series see "On the Relationship between Bilateral Asymmetry and Fertility and Fecundity." (Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 35. 1912. S. 500—522.)

[3]) Apparently, the numercial smallness of these correlations and their diversity in sign cannot be attributed to regression of a higher order than linear. Diagram 1 shows these lines and the empirical means which they smooth. Dr. Roxana H. Vivian of Wellesley College has kindly worked out the correlation ratios and applied Blakeman's test for linearity of regression in four of the cases, and (bearing in mind the difficulties involved in testing for linearity when r is low) there is no clear evidence that a curve of a higher order would be better than a straight line for expressing the change in seed weight due to variation in number of ovules.

Apparently, therefore, the pods, in which the number of seeds is above the average, produce lighter seeds than those of average (or lower) fertility. But the difference is not large. The influence of seed number is shown by the second term of the regression equations, which are:

Series of Plants	Regression Straight Line Equation	Rate of Change in Grams
L	W = 17.4473 — .5241 s	.0131
LL	W = 14.8753 — .2508 s	.0063
GG	W = 18.4166 — .2356 s	.0059
NH	W = 9.8102 — .0719 s	.0018
ND	W = 7.5299 — .0097 s	.0002

These straight line equations are also represented in Diagram 1. The absolute change in seed weight as one passes through a range of one seed per pod is clearly very slight, amounting in the extreme case to only 13/1000th of a gram, and averaging only 55/10,000th gram.

These results are in agreement with those already announced for *Staphylea* and *Cladastris*.[1])

If the correlations between number of seeds developing per pod and seed weight be negative, then one might expect those for number of ovules failing to develop per pod and seed weight to be positive. But since both the number of ovules and the number of seeds are concerned in determining the number of ovules which fail to develop, one might expect these results to be more irregular than those for number of seeds. This is, as a matter of fact, the case. Three of the constants are positive and two are negative. The two negative constants taken alone are the least probably significant of the five. The mean value for the five series is + .065.

A priori, one might suppose that the closest of all the interdependences would be that between the relative number of seeds which develop per pod and weight. The actual correlations between the ratio $\frac{\text{seeds per pod}}{\text{ovules per pod}}$ are shown in the final column of the table. Three are positive, two negative. The two positive constants cannot be considered significant with regard to their probable errors. The largest is —.199. The average is —.073. Thus, the correlations for relative number of seeds per pod substantiate those for actual number of seeds per pod, although they are more irregular and on the average lower.

The thing which impresses one about these constants is this: there is but a very slight correlation between the fertility characters of the pod and the weight of the seed which it produces. These results are in direct contradiction to the kind of statements which are sometimes made by biologists. They show what caution must

1) Harris, J. Arthur, Seed Weight in *Staphylea* and *Cladastris*. (Torreya, Vol. XI. 1911. p. 165—169.)

be exercised in discussing, except upon a groundwork of extensive quantitative data, questions of the physiology of nutrition or of the "causes" of the so-called "fluctutating variability".

The influence of position in the pod.

The possibility of an influence of the position of the seed in the pod upon the weight that it attains is suggested by the general belief that the ovules near the ends show a higher mortality. The causes of this failure are quite unknown. There seems little ground for the assumption that the end seeds have not room to develop. The fact that development is not equally frequent at both ends of the ovary evidences strongly against this view. More probably, the factors are opportunity for fertilization and variation in plastic materials. If distance from the stigma affects time of fertilization, or if distance from the pedicel influences the chances of obtaining seed-building substances, these factors should theoretically be recorded in the weights of the seeds as well as in the relative numbers developing in each of the several positions.

For the series here considered records of the position of all seeds developing as well as of those weighed have been kept. It seems worth while to consider the data. It is idle to ascertain the percentage of development or weight at maturity of ovules in any position in a sample of pods of various numbers of ovules. The pods must be sorted into sub-groups according to the number of ovules which they contain. It might be desirable to sub-sort the ovule classes according to the number of seeds matured per pod, but for our present purposes and on the basis of the available data this extra refinement is out of place.

The relationship between the position of the ovule in the pod[1]) and its chances of development is shown in the most condensed manner by a graph, Figure 2.[2])

From this diagram, it is perfectly clear that:

a) The chances of development are much better for ovules situated towards the distal than those towards the proximal end of the pod.

b) For pods with a small number of ovules (three), the position of maximum development is generally at the tip. In pods with a larger number of ovules the rate of increase in percentage of development is not linear, and there may be a decided falling off at the distal end of the pod.

---

[1]) By "position in the pod", we understand the serial order from the proximal to the distal end — the firwt ovule being numbered 1.

[2]) In the five diagrams, the percentage of the total ovules formed which develop into mature seeds in any position in the pod is shown by the heights of the circles on the scale indicated in part at the side of the graph. The position of the ovule in the pod is indicated by the shift from left to right on the base line. Thus, the reader, with a little trouble (unavoidable, if the data are to be presented in a very condensed form) may determine with moderate accuracy the percentage frequency of development for any position in any of the chief classes of pods.

Turn now to the relationship between the position of the seed in the pod and its weight. Condensed tables are presented for the five series, Table IV.[1])

Table IV.

Series	Position	3 Ovules		4 Ovules		5 Ovules		6 Ovules		7 Ovules		8 Ovules	
		f	Total Weight	f	Total Weight	f	Total Weight	f	Total Weight	f	Total Weight	f	Total Weight
Series L	1	16	248	108	1646	164	2374	50	723	—	—	—	—
	2	28	433	151	2358	275	4208	108	1566	—	—	—	—
	3	26	440	168	2728	308	4789	126	1936	—	—	—	—
	4	—	—	156	2500	360	5759	148	2328	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	337	5466	153	2494	—	—	—	—
	6	—	—	—	—	—	—	155	2440	—	—	—	—
Series LL	1	23	285	89	1180	206	2679	61	791	—	—	—	—
	2	31	445	139	1875	354	4841	180	2489	6	81	—	—
	3	33	479	148	2093	469	6495	240	3396	8	100	—	—
	4	—	—	151	2183	518	7434	275	3967	14	203	—	—
	5	—	—	—	—	426	6134	300	4440	11	160	1	14
	6	—	—	—	—	—	—	208	3059	9	127	1	17
	7	—	—	—	—	—	—	—	—	18	259	1	17
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	33
Series NH	1	4	42	34	330	244	2207	327	2839	70	596	1	7
	2	6	71	50	513	298	2827	447	4144	81	716	1	8
	3	4	46	63	641	340	3323	529	5125	109	984	2	15
	4	—	—	70	696	371	3668	594	5753	120	1113	3	23
	5	—	—	—	—	344	3324	625	6089	136	1268	4	34
	6	—	—	—	—	—	—	616	5825	131	1224	3	26
	7	—	—	—	—	—	—	—	—	129	1159	4	34
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	32
Series ND	1	64	469	269	1925	57	383	2	11	—	—	—	—
	2	98	761	380	2872	95	667	3	20	—	—	—	—
	3	125	970	454	3503	107	778	5	34	—	—	—	—
	4	—	—	456	3494	112	836	5	35	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	115	839	6	43	—	—	—	—
	6	—	—	—	—	—	—	4	27	—	—	—	—
Series GG	1	12	214	70	1189	215	3638	271	4604	111	1869	19	337
	2	13	203	115	1945	354	6174	461	7972	211	3551	37	689
	3	18	294	119	2046	426	7592	618	10698	285	4889	74	1297
	4	—	—	117	2113	485	8699	701	12376	347	6054	70	1247
	5	—	—	—	—	478	8652	686	12258	346	6113	98	1733
	6	—	—	—	—	—	—	656	11785	362	6388	79	1447
	7	—	—	—	—	—	—	—	—	334	5929	72	1298
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	61	1154

[1]) From these, the means and standard deviations of position can be obtained. The physical constants for weight of the series of seeds associated with each number of ovules must be sought outside these tables. These constants have been carefully calculated and verified, hence, it does not seem necessary to publish the rather voluminous data upon which they are based.

We pass at once to the end results — the correlations[1]) between the distance which a seed is from the insertion of the pod (in units of the interval between ovules) and the weight of the seeds. As seen in Table V, the correlations are uniformly low, but all 20 are positive and the most of them may be looked upon as statistically significant in comparison with their probable errors. Biologically, this means that from the proximal end to the distal end of the pod, the seeds become slightly heavier. The rate of this change throughout the whole material is shown by

Table V.

Series and Ovules per Pod	Number of Seeds	Correlation Coefficient r	Correlation Ratio η	Difference	Blakeman's Criterion
Series L					
3	70	.214 ± .077	.250 ± .076	.036	.82
4	583	.099 ± .028	.118 ± .028	.019	1.15
5	1444	.166 ± .017	.171 ± .017	.005	1.15
6	740	.155 ± .024	.192 ± .024	.037	2.34
Series LL					
3	87	.238 ± .068	.270 ± .067	.032	.90
4	527	.157 ± .029	.161 ± .029	.004	.54
5	1973	.147 ± .015	.155 ± .015	.008	1.53
6	1264	.151 ± .019	.163 ± .018	.012	1.62
Series NH					
4	217	.014 ± .046	.116 ± .045	.102	1.28
5	1597	.136 ± .017	.181 ± .016	.045	3.57
6	3148	.176 ± .012	.213 ± .011	.037	5.03
7	776	.108 ± .024	.181 ± .023	.073	3.05
Series ND					
3	287	.109 ± .039	.132 ± .039	.023	.95
4	1559	.121 ± .017	.148 ± .017	.027	2.47
5	486	.159 ± .030	.193 ± .029	.034	1.80
Series GG					
4	421	.114 ± .032	.131 ± .032	.017	1.00
5	1958	.105 ± .015	.111 ± .015	.006	1.14
6	3393	.093 ± .011	.095 ± .011	.002	.83
7	1996	.096 ± .015	.102 ± .015	.006	1.09
8	510	.073 ± .030	.140 ± .029	.067	2.03

the magnitude of the correlation coefficient. Whether or not the rate of change in weight is uniform throughout the whole range of proximal to distal may be tested graphically by the fitting of a straight line equation to the means of seed weight for each position. Using the conventional formula

$$W = (\overline{W} - r \frac{\sigma_w}{\sigma_p} \overline{p}) + r \frac{\sigma_w}{\sigma_p} p,$$

where w = weight, p = position or units of distance from the

[1]) Here calculated without the application of Sheppard's correction to the second moment for seed weight. The uncorrected value is used in obtaining the standard deviations in order that r and η, to be discussed later, may be compared.

base of the pod, the sigmas denoting the standard deviations and the bars the means, we find for the two lots:

NH Series
4 ovules. $w = 9.456 + .212\,p$
5 ovules. $w = 9.131 + .152\,p$
6 ovules. $w = 8.840 + .162\,p$
7 ovules. $w = 8,743 + .081\,p$

GG Series
4 ovules. $w = 16.289 + .387\,p$
5 ovules. $w = 16.873 + .263\,p$
6 ovules. $w = 16.821 + .198\,p$
7 ovules. $w = 16.658 + .171\,p$
8 ovules. $w = 17.441 + .120\,p$

These lines and the empirical means are shown graphically in Diagrams 3 and 4. For both series the increase in weight from the base towards the tip of the pod is unmistakeable. It would be hazardous to say that any curve of a higher order would describe the rate of change for the GG series better than a straight line. For the NH series, the straight line is clearly inadequate — the empirical means forming beautifully regular curves. At first, the rate of increase is more rapid than is indicated by the straight line, later, it falls off and finally may actually decrease. The mean distal weight is in all four cases greater than the mean proximal.

To test this matter of the form of the regression line somewhat more critically, the correlation ratio, η, which measures the intensity of interdependence between the magnitude of two characters when the y character (seed weight) does not increase at a linear rate with the x character (position in the pod).

From the table it appears that the correlation ratio is sometimes materially larger than the coefficient of correlation, but in general there is not much choice between them as descriptions of the interrelationship between the two characters. Blakeman's test for linearity of regression[1])

$$\frac{\frac{1}{2}\sqrt{\xi} \cdot \dfrac{1}{\sqrt{1+(1-\eta^2)^2-(1-r^2)^2}}}{\chi_1}$$

where $\xi = \eta^2 - r^2$ and $\chi_1 = .67449 / \sqrt{N}$, applied to these individual values of r and η enables us to say whether or not the ratio of change may be regarded as uniform (within the limits of the errors of sampling) from the base to the tip of the pod. Apparently, in most cases (*e. g.*, in GG where the conclusion from Blakeman's test is amply substantiated by the diagram) the straight line may

[1]) Blakeman, J., Biometrika. Vol. 4. 1905. p. 332—350.

be regarded as fairly smoothing the observed means, but in NH there is clear evidence of non-linearity. This is also, as already noted, especially conspicuous in the diagram.

III. Discussion and Summary.

This paper, which is one of a series dealing with the physiology of seed production, embodies data bearing on the problem of the factors determining the weight of the bean seed.

This first part based upon a series of weighings of about 23,000 seeds drawn from five cultures of three different varieties, deals solely with the problem of the dependence of seed weight upon the characteristics of the pod. Other factors will be discussed later. All general discussion of literature and of observations is reserved. The present summary deals only with the findings as to facts in the phase of the problem under consideration.

The influence of the characteristics of the pod upon the weight of the seed is easily measured in terms of the correlation between the two variables. That between number of ovules per pod and weight is low. Indeed, both positive and negative values of the coefficient occur, and the rate of change in weight associated with a variation of one ovule in number of ovules per pod ranges only from —.0071 to + .0052 grams. Thus number of ovules formed is practically negligible as a factor influencing seed weight.

For the relatioship between number of seeds matured per pod and seed weight the results are more consistent. In all cases, the weight of the seeds decreases as the number of seeds per pod increases; but the correlations are low throughout, averaging only —.096. The change in absolute seed weight for an increase or decrease of one seed is only .0055 grams.

For the relative number of seeds, $\frac{\text{seeds per pod,}}{\text{ovules per pod,}}$ the correlations are even lower than for absolute number, averaging only —.073.

The chances of an ovule developing into a seed are correlated with the position which it occupies in the pod — the percentage of development increasing from the base towards the stigmatic end. In small pods, the rate of increase may be fairly regular, but in larger pods it falls off towards the distal end, where the fecundity may be even lower than in less distal regions.

The weight of the seed is also postively, but not highly, correlated with its distance from the proximal

end of the pods. That is, seed weight increases towards the stigma. The change seems in some cases to be sensibly linear. In other cases, however, the mean weight increases fairly rapidly at first, then the rate of increase falls off and finally the seeds become lighter towards the distal end of the pod.

Cold Spring Harbor, N. Y., U. S. A.
Oct. 23, 1912.

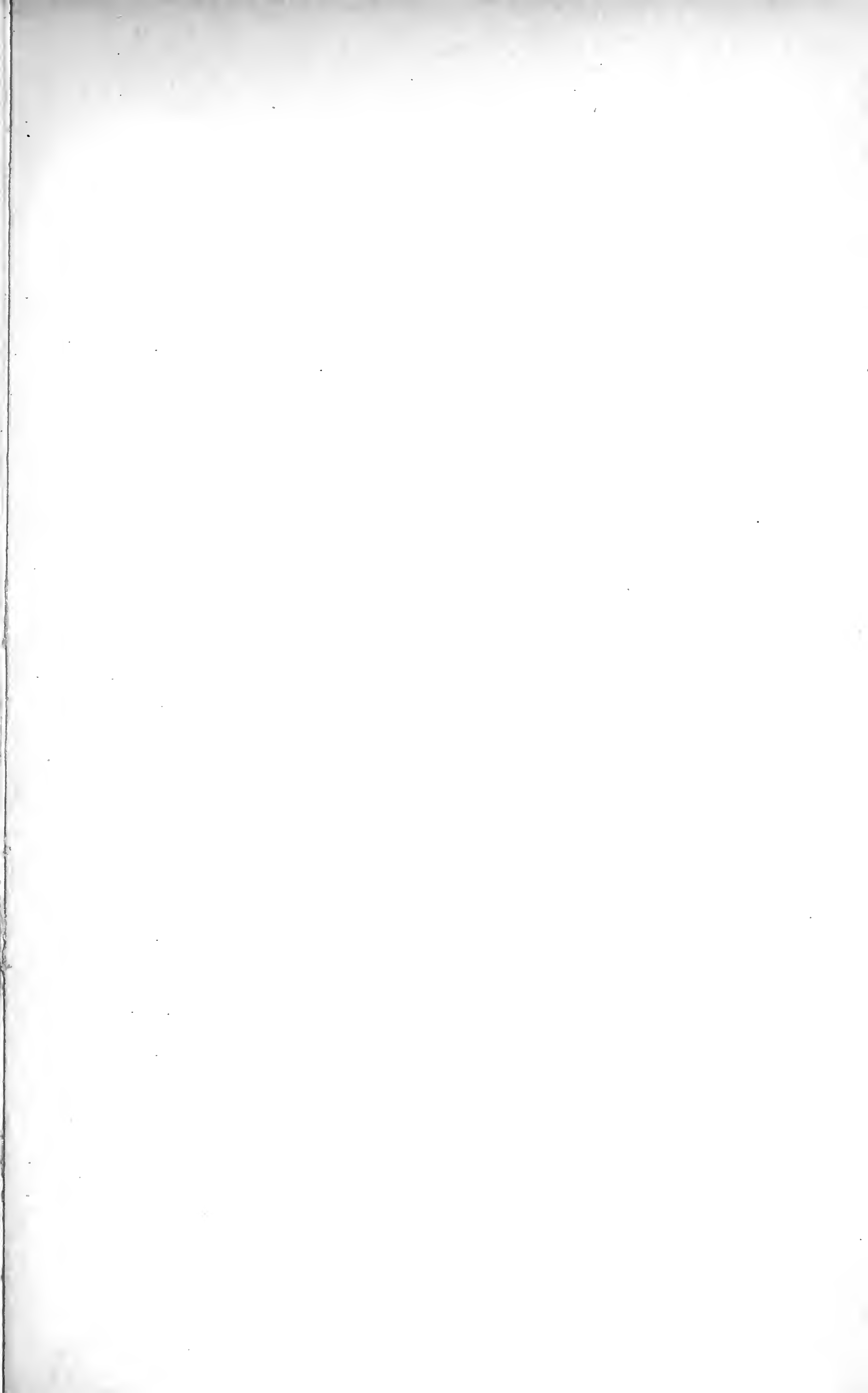
Explanations of Diagrams.

Figure 1. Regression straight lines and their empirical means for the relationship between ovules per pod and weight of seeds, and for seeds per pod and weight of seed. Relationships for ovules represented by solid dots and firm lines; mean weight for seeds represented by circles and broken lines. Note the small slope of the lines and the great irregularity of the means.

Figure 2. Percentage of ovules developing into seeds in various positions in the pod.

Figure 3. Regression straight lines and observed means showing change in weight from the base to the tip of the pod in the NH series. Note that regression is clearly non-linear.

Figure 4. Regression lines for the GG series. Regression is apparently linear within the limits of the errors of sampling.



18
17
16
15
14
13
SERIES GG
SERIES L
SERIES L L
t.

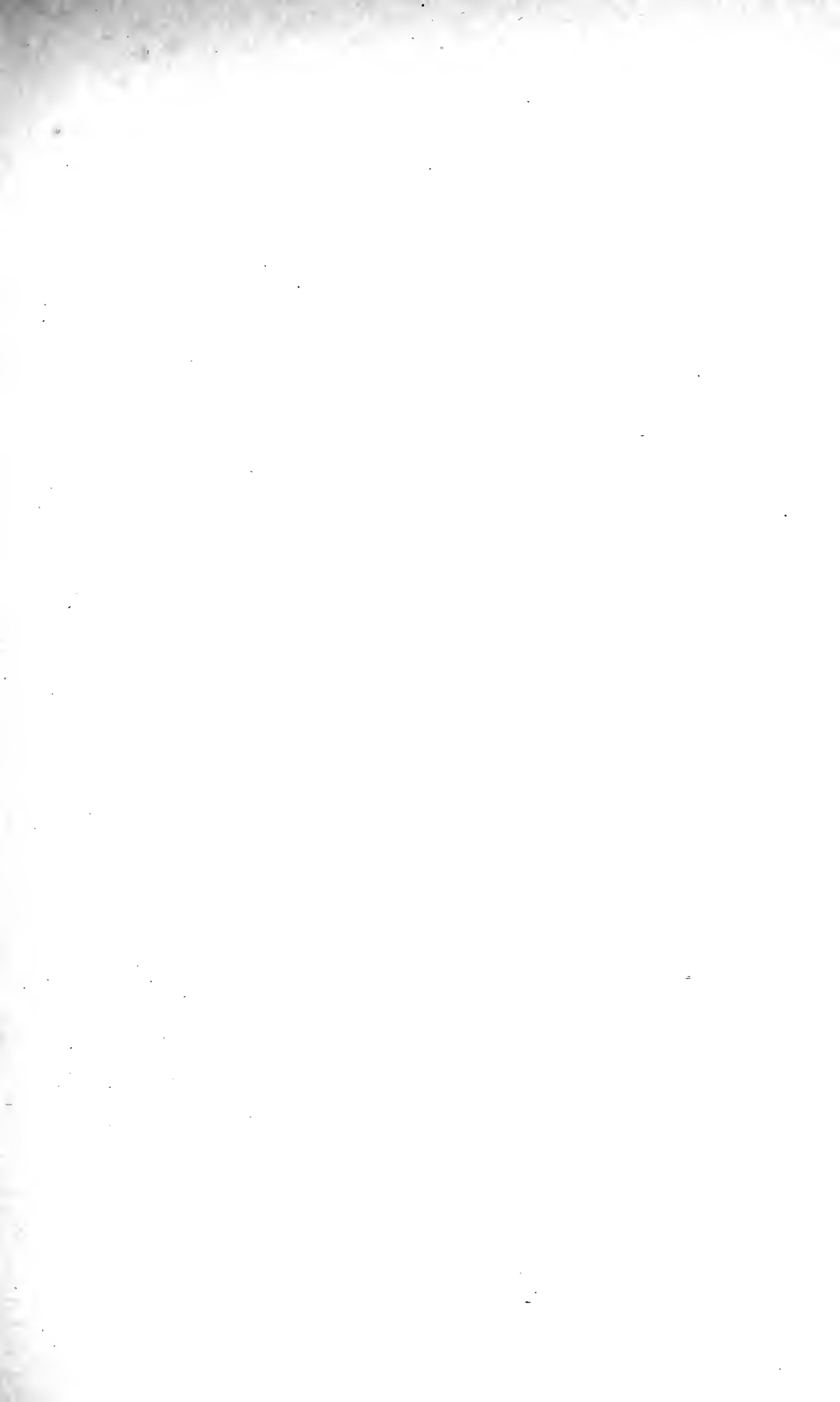
Ovules or Seeds.

Figure 1.

J. Arthur Harris.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



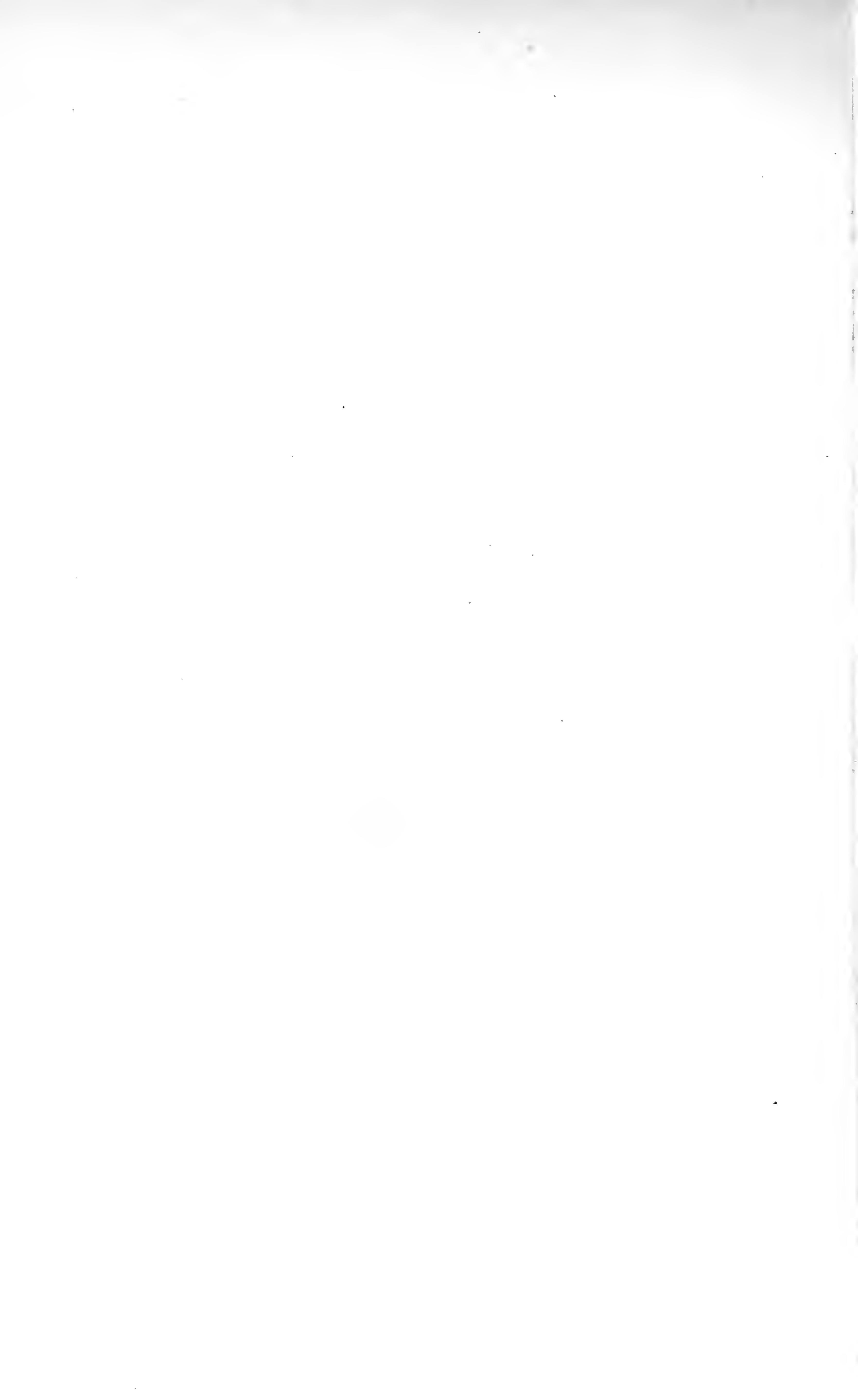


SERIES GG
SERIES NH
SERIES ND
30
20
10
60
70
60

Figure 2.

J. Arthur Harris.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



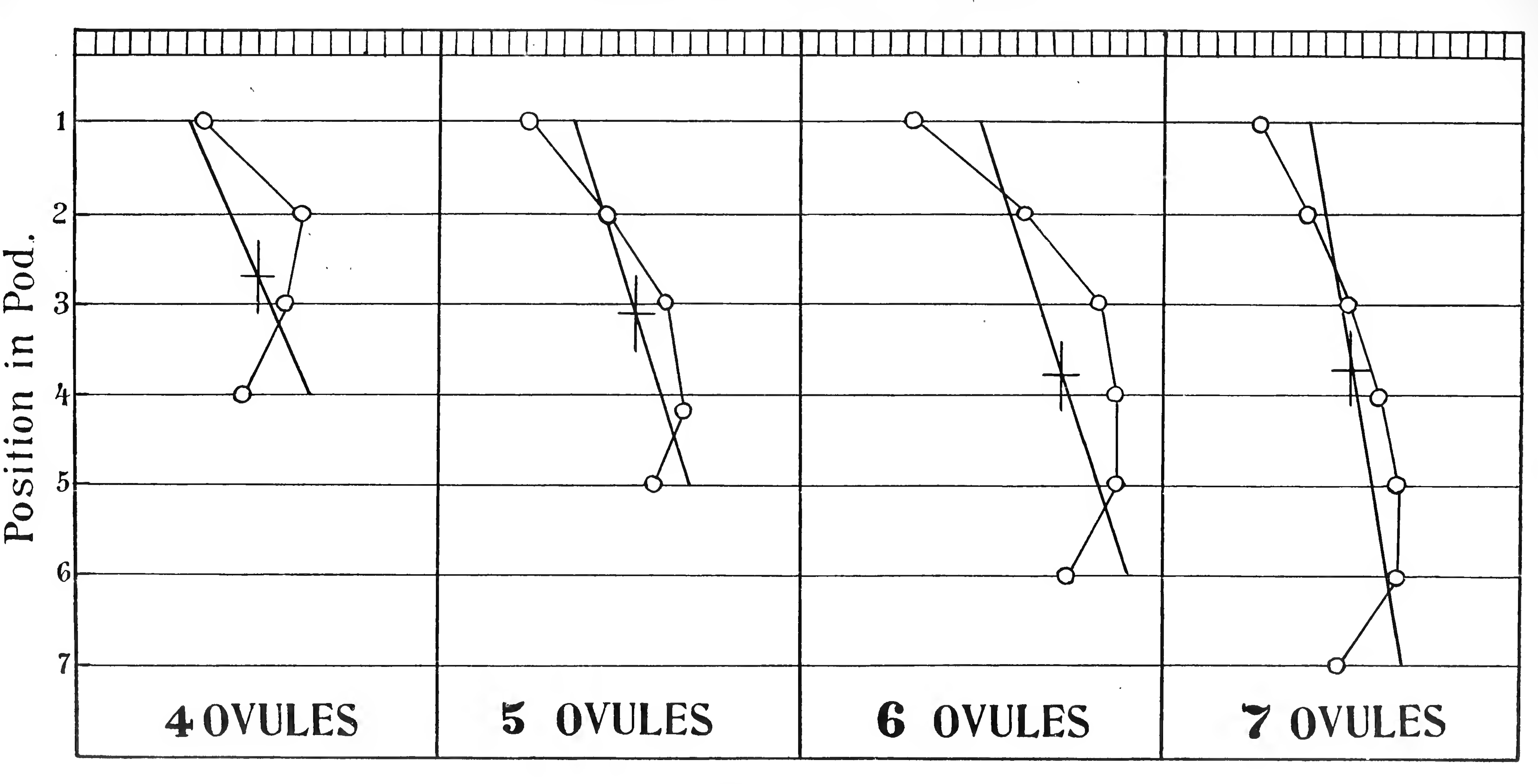


Figure 3.

J. Arthur Harris.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



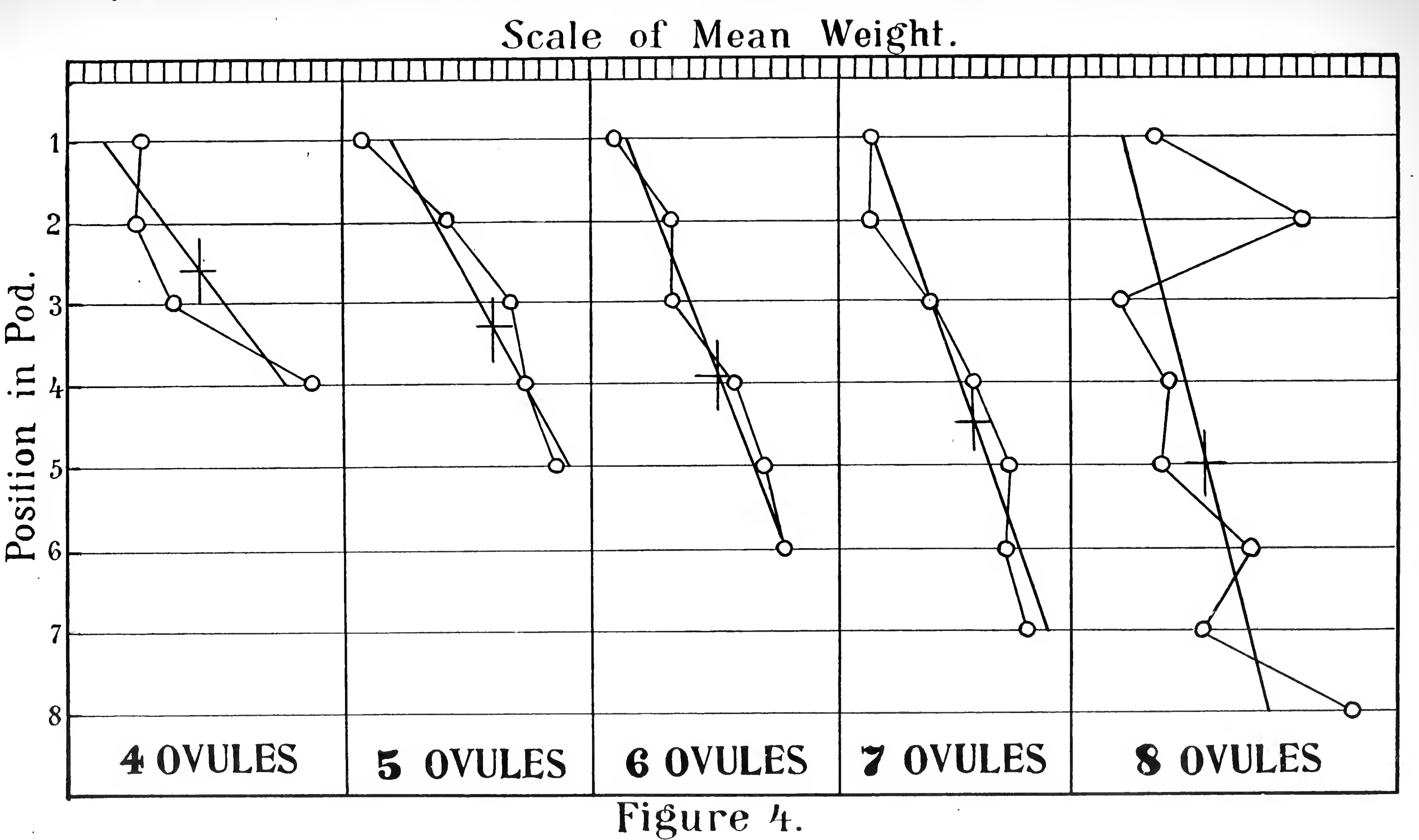


Figure 4.

J. Arthur Harris.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

Sensitive Life of Asparagus plumosus.

A morpho-physiological Study

by

Frederick C. Newcombe,
University of Michigan.

Introduction.

Few cultivated plants have become more widely distributed than the one from South Africa which forms the subject of the study here presented. *Asparagus plumosus* Baker var. *nanus* is now found thruout the civilized world as a house plant, and commercially shares with *Myrsiphyllum* the honors of extensive use for festive decoration. As stated by Miss Conover[1]), this plant is seen in all sizes of growth, but commonly in homes in only the low form, 10 to 30 cm, but in hights up to several meters in greenhouses. The differences in appearance between the low form and the high are due merely to age and the methods of cultivation. From the seed rises a slender shoot which attains a hight of about 10 cm, and then bends 2 to 5 cm of its apex over into the inclined position, at the same time unfolding from its uppermost nodes lateral branches of 2 or 3 orders. The lateral branches at first take a position radial to the bearing axis, without much regard to the direction of gravitation. During the ensuing 2 weeks, the main tip and the branches pass gradually to the horizontal plane, tho $^1/_4$ to $^1/_3$ of the primary branches may remain permanently no farther than 45^0 from the vertical. The ultimate branches, the needles, show but slight regard to the direction of gravitation; for they grow out in all directions radial to their place of origin, and later show but small movement toward the horizontal plane.

The seedling develops a rhizome of a few millimeters length which grows but slowly beneath the ground, and which sends

[1]) Conover, Behavior of *Asparagus plumosus* toward Gravitation and Light, (Plant World. XVI. 1913.)

above ground in slow succession shoot after shoot, the first rising a little higher than the seedling shoot, and each higher than its predecessor. These shoots turn their tips to the horizontal, and subsequently the branches begin unfolding. Unlike the behavior of similar members in seedlings, the branches on these shoots from the rhizomes unfold in the horizontal plane, and the needles, instead of radiating in all directions from their origin as in seedlings, radiate within the strict limits of the horizontal plane, giving to this horizontal part the appearance of having been in a plant-press. Of assimilating leaves, the plant produces none. The function of carbon-assimilation is assumed by all aerial parts of the plant except the rudimentary leaves, but chiefly by the last order of branches which are needles growing in clusters of 7 to 25, the needles being 3 to 7 mm in length and about 0.3 mm in diameter. The needles at the apex of the main axis are borne directly on this main axis, but, as one goes proximally, they are borne on branches of the 1st, 2d, 3d, and 4th order.

As this plant is seen in pots in houses, it presents only the appearance described above, and may attain a total length of not more than 30 to 60 cm even after the lapse of 3 years. The aerial shoots may live for 2 years at least, and thus there may persist from a single rhizome a half-dozen shoots, not differing greatly in hight, clustered near together, and all turning the apical 8 to 20 cm over into the horizontal plane, and there dividing into hundreds of beautiful and delicate branches and needles, the branching being generally confined to the horizontal portion.

If, however, a 2- or a 3-year-old plant be set out in unconfined earth, it soon begins the formation of larger shoots. A shoot that rises to a hight of 40 to 60 cm nearly always begins circumnutation at that hight, and will twine, if a suitable support is offered. The tip bends from its formerly orthotropic course 45° to 180° or more, and describes in its movement a circuit 4 to 10 cm in diameter. Various tips, timed for periodicity when the temperature was 28°, were found to make their circuit, some in 2 hours, some in 8 hours, and others between these extremes.

These twining shoots show all gradations of length between a half-meter and several meters. A twiner produces no lateral branches till near the close of its elongation, and the first branches to develop are intermediate between the base and apex of the central axis. As the main axis is near the end of its growth, it ceases to circumnutate, 10 cm more or less of the tip straightens out horizontally from its supporting cord or stake, each node of this horizontal tip and of the stem below rapidly unfolds its branch, and we have a narrow spiral from which stand out in all directions the lateral branches as beautiful horizontal fronds, branching to the 4th or 5th order. An exception must be made to the last statement: The lowermost nodes of the central axis produce no branches. This leaves the lower portion of the shoot for a distance of 30 to 50 cm bare, except for the stout nodal scales.

These nodal scales on a stout shoot attain a considerable size — a centimeter or more in length — are closely appressed to the bearing axis, and are produced below into a stout divergent spine 3 to 7 mm in length. This rigid spine must certainly be of use in climbing in the plant's native habitat.

Twining is, in a certain sense, predestined. A shoot coming thru the ground with a diameter of more than 2 mm is almost certain to become a twiner. I have not seen shoots more than 4 mm in diameter. Should a twiner find no support to enable it to rise, it wanders about over the earth, or plant growth, as do other climbing plants, its cord-like stem of 2 or 3 meters length wholly destitute of any appendage except for the spinous nodal scales.

This *Asparagus* twines either clockwise or counterclockwise. I have seen a shoot start twining and make a complete turn about the supporting cord, then unwind itself and twine in the opposite direction for its final course.

Experimental.

A. Non-twining shoots from rhizomes.

I. Geotropic Relations.

In the paper by Miss Conover[1]), already referred to, it has been shown that young shoots of this *Asparagus* are orthotropic and negatively geotropic. The same Author has shown also that the horizontal position assumed by the shoot when nearing its maturity is due to a reversal of response to gravitation, the shoot changing its negative geotropism to diageotropism.

This diageotropism pertains not only to the main axis but to all the branches also. As the branches of the first order start unfolding, they lie close to and parallel with the main axis. As they become a centimeter or more in length they swing thru an arc of approximately 90°, sometimes 180°, and always come to rest in the horizotal position. That the assumption of this position is not a heliotropic response can be shown by a klinostat experiment: Several pots, altogether with 8 developing shoots, have been revolved on the klinostat so as to neutralize gravitation, but not to neutralize light. The main axes and the lateral branches of the first order have shown positive heliotropic responses, but never negative nor transverse heliotropic, tho the revolution was continued till the plants had reached maturity. Were the horizontal position of main axis and branches due to the antagonistic working of geotropism and heliotropism, or to transverse heliotropism, we ought to have corresponding heliotropic movements in these klinostat

[1]) Conover, Behavior of *Asparagus plumosus* toward Gravitation and Light. (Plant World. XVI. 1913.)

experiments. Moreover, the main axis and the larger branches are positively heliotropic after both of these have taken the horizontal position, as has been seen many times in one-sided illumination.

The lateral branches of all orders seem to be from the beginning of their unfolding diageotropic. They do not begin to unfold till the main axis is near the end of its growth, and they have never been seen to assume the vertical position even temporarily. Since the lateral branches of all orders before they start unfolding lie appressed and parallel with the axis that bears them, and since, in the non-twining shoots, the main axis goes to the horizontal position before the lateral branches begin to unfold, it follows that these horizontal branches are already in the horizontal position when they begin unfolding. The shifting of position by these branches by which they come, all except the needles, to extend nearly at right angles to the respective axes which bear them, is therefore not due to diageotropic respose, but must come from internal stimulation which causes each nember, in the language of science, to assume its "proper angle". The needles, whether borne on main axis or a branch of any order, spread out in a horizontal layer like the spokes of a wheel, often filling a complete circle, but more often confining themselves to a semicircle. It is evident that the diageotropism of all of the horizontal members determines their horizontal position, but internal stimulation determines the position the branches shall occupy in this horizontal plane with respect to one another and to the main axis. So strong is this respanse to internal stimulation that a shoot which has taken the horizontal position and is placed parallel to a window with one-sided illumination will unfold its branches to the right and left of the main axis almost unaffected by the direction of light. That is to say, if we imagine a vertical plane to pass thru the axis of the horizontal shoot subjected to one-sided illumination, so that one side of the vertical plane is shaded and the other illuminated, we might expect that an unfolding branch which has its origin, say only 10° to the shaded side of the vertical plane, would bend across the vertical and place itself on the illuminated side. This result, however, does not follow in the experiment, but the branch swings out on the shaded side.

As pointed out by Miss Conover[1]), the diageotropic shoots when still in a plastic condition make no effort to reverse when the plant is inverted; nor does main axis or brances twist thru an angle of 90° if the plane of the flanks of the horizontal members is revolved thru 90° about the horizontal axis. This result can mean nothing less than that the diageotropic members are radial and not dorsiventral as far as behavior is concerned. Structurally also, there is no evidence of dorsiventrality.

A young orthotropic shoot, revolved on the klinostat till grown to maturity, retains its orthotropic habit and retains also

---

[1]) Conover, Behavior of *Asparagus plumosus* howard Gravitation and Light. (Plant World. XVI. 1913.)

its negative geotropism up to the cessation of growth. Plants, revolving as here indicated, have in 9 tests when the revolution was stopped before the plants were mature, shown negative geotropic curves in both the main axis and in the lateral branches.

II. Relation toward Light.

The main axis of the seedling shoot and of the shoots arising from the rhizome are strongly positively heliotropic from their first appearance above ground to the cessation of growth with the tip in the horizontal position. The lateral branches of lower order than the needles are certainly less responsive to light than is the tip of the main axis, for they are but slowly and slightly deflected from their straight course by one-sided illumination. The lateral branches are under the domination of the 2 stimuli which cause them to take the horizontal position and their "proper angle" in this horizontal plane, and they are not easily diverted from their reaction to these two factors. The tip of the main axis, on the other hand, will readily bend aside from its straight course in response to light, even when the diageotropic shoot has unfolded the most of its branches and needles.

One of the effects of growing these *Asparagus* plants in the dark is to extend elongation enormously. A shoot that would grow to a total length of 15 or 20 cm in the light will attain an indefinite length in the dark. I have raised several such shoots to a hight of over 200 cm, and discontinued the experiment with no indication of growth ceasing. This striking result in etiolation is accounted for to a limited extent by the greater length of internodes in the dark. The internode length of the main axis of a plant growing in light varies from 10 or 12 mm near the ground to 20 or 25 mm just below the first branch. In etiolated shoots, the length of internode varies from 12 mm to 60 mm, but the usual length is 25 to 38 mm. The increased length of internode would account for less than the doubling of the normal length of the plant. Since plants have been grown in the dark to 15 times the normal length, it follows that, in an etiolated plant, there are many more internodes formed. In other words, light, in the case of the normal plant, inhibits growth, speedily setting bounds to its duration. The shoots of my earlier preparations that grew to such great hights in the dark were grown in opaque black paper cones or cylinders, the neighboring green shoots from the same rhizomes being left in the light. It was then supposed that these etiolated shoots were supplied with assimilated material from the green shoots, and that we had here the unusual case of a shoot in the dark nursed by a neighboring assimilating shoot. To test the value of this hypothesis, the green shoots of several pots were wholly cut away and the pots were set in the dark. Within a week three rhizomes sent up each a new shoot. These were attended and watched for 6 months, when all plants were still living and had reached hights respectively of 177 cm, 74 cm, and 75.5 cm.

The tips of all 3 main axes and of some of the branches were dead. These shoots were now cut away, and the pots set again in the dark to watch developments. After 4 weeks, 2 of the rhizomes each sent up a slender shoot which continued to grow in the dark for over three and one-half months when engagements obliged me to end the experiment. From material stored in the rhizome and roots, therefore, two of these plants had continued growth for a year lacking 5 weeks. The 2 etiolated plants had borne altogether 7 branches. The total length of main axis and lateral branches was for one plant 266 cm, for the other 133.5 cm. This is a truly remarkable growth when one considers how small were the rhizomes and roots which furnished the material.

Basides the great elongation of the main axis, a characteristic of the etiolated shoot is the absence of branches. The appendages of the normal vegetative shoot are the nodal scales, the needle-bearing branches, and the needles. Of these 3, the etiolated shoot bears usually only the nodal scales. These scales seem, on the etiolated axis, to present about the same appearance as on an axis growing in the light. The needle-bearing branches of the first order would have numbered on the most of my experimental plants 10 to 20, had the plants been grown in the light. On only a few of the scores of etiolated axes have any needle-bearing branches appeared. Those axes that have shown branches were generally dead at the tip. However, 3 etiolated main axes did produce 1 to 4 lateral branches each, and with the main tip still living. Somewhat more numerous than the needle-bearing branches are the clusters of needles on the etiolated shoots. Since the main axis grown in the dark does not generally produce branches, one can look for the clusters of needles only at the nodes of the main axis. These needles are found on the etiolated shoot at not more than one node in twenty-five; most plants show none. When present on the etiolated shoot, their number in a cluster is greatly reduced, being from one to five, whereas on the shoot grown in the light, they would run from 7 to 25. The reduction in number probably is referable to the lack of elongation, as, with a lens, several very short needles can be seen in the clusters of the etiolated shoots.

No matter how long a shoot is kept in the dark, it remains remarkably sensitive to light, considering the fact that etiolated stems generally are more slowly responsive to a heliotropic stimulus than are those not etiolated.[1]) A reference to a single representative experiment will suffice for illustration Five shoots that had been growing in the dark for 8 months were exposed in a window to light reflected from the sky. The temperature was 23°. In an hour all 5 shoots had made strong, positive, heliotropic curves of over 30°.

---

[1]) Pringsheim, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. (Beitr. Biol. Pflanzen. IX. 1907. p. 263.)

III. **Thermotropic Relations.**

Inasmuch as subsequent study was to be made of the nutation of the shoots in the dark, and generally the method used to sucure darkness was by covering the experimental shoots with black paper cylinders or inverted cones, thus allowing the uncovered shoots of the same rhizomes to carry on their carbon-assimilation, it was desirable to see how sensitive the covered shoots might be to differences of temperature on opposite sides of the opaque paper coverings. In this study it soon became evident that it would be unsafe to allow direct sunlight to fall on the covers even for brief periods. Sometimes in 40 minutes, and nearly always in an hour, strong negative thermotropic curves resulted from the shining of the sun on the covering, even tho the tips of the shoots were several centimeters away from the paper cover. When these thermotropic curves were made, the temperature within the covers varied from 29° to 34°.

IV. **Development of Diageotropism.**

The following study enters into considerable detail of the development of diageotropism from negative geotropism in shoots from the seedling stage to the development of the twining condition, and hence deals with shoots up to an an age of one and one-half to two years, except seedlings.

1. Heliotropism generally determines the plane of diageotropic curvature. If new shoots be allowed to come up from the rhizomes which already bear assimilating shoots, these growing shoots will be found, from the time they are 2 or 3 cm high, bending their tips from the vertical in response to the sunlight, making positive heliotropic curves from morning to night. During the night, the shoots erect their tips to the vertical position; and so this alternation of vertical with deflected direction goes on day and night till the development of diageotropism fixes the tip in a definite line of a horizontal plane. It is thus the influence of light which usually determines the direction of the plane of curvature of the diageotropic tip. But the heliotropic stimulus of light is not an absolute necessity to the taking of the horizontal position. If a potted plant with a vertical orthotropic shoot be placed in the dark some days before ready to assume the horizontal position, it takes this horizontal position in the absence of any heliotropic curve. But the plant in the dark offers gravitation, which causes the diageotropic curve, a footing for attack by the frequent nutations which carry the stem-tip 10° to 20° from the vertical.

2. Behavior of shoots never in light. The tests for this topic were carried out on shoots rising from rhizomes. In order to determine more exactly the effect of light, shoots were used that were never, from the origin of the bud on the rhizome, exposed to light. To obtain such shoots, pots of plants were examined

by digging the earth away from the base of the aerial shoots till unfolding buds were found on the rhizome. None of these buds were selected for experiment unless they had lain beneath at least a centimeter of earth; many of them were 2 cm below the surface. To shield these developing shoots from the light, cones were made of black cardboard, the smaller end 3 to 4 cm in diameter the larger about 15 cm in diameter. These cones were about 50 cm in hight to start with, and were easily extended to any desired hight by adding sections. To cover the young shoot, the earth was cleared away about it for a space large enough to receive the small end of the paper cone. The pot was then set on a heavy wooden base to whose sides had been fastened 2 upright wooden rods to serve as supports to the paper cone. The cone was then inverted over the bud on the rhizome and tied to the upright rods. About the base of the cone the earth was packed firmly to a depth of one to two cm so as to exclude light. The upper, larger, end of the cone was covered with several layers of black cloth, and over the cloth was pressed down a cap of black cardboard. These covering cones were very seldom removed during the progress of the experiment. Provision was made for observation by cutting windows in the sides of the cones, closing the windows with wrappings of black cloth or by partial cones of black paper sliding over the covering cones. A good many observations could be made by removing the cap over the upper end of the cone, and using a mirror to throw light into the cone. The assimilating shoots were left to continue their work outside the cones.

Altogether 20 shoots never exposed to light have been raised within these cones to hights varying from 30 cm to 200 cm, and observed for nutation. The general result, as far as the assumption of the diageotropic position is concerned, has been the absence of a fixed diageotropic position. Invariably the covered shoots have begun to lower their tips about the time they reached the hight of the next youngest shoot outside the cone; and invariably, if the experiment was continued long enough, the tip has risen again before reaching the horizontal position, and continued growing erect for a period of days or weeks, to decline again later to 15° to 45° from the vertical, there to remain for a few hours to a few days, and again to assume the erect position. After one of these shoots had reached a hight of a meter, more or less, its form was that of a straight cord except for an oblique portion, here and there, of one to a few centimeters in length, these oblique portions marking the positions at which the tip had remained for several hours to several days at an angle between the vertical and horizontal.

The following typical examples of detailed behavior will serve to put the case more precisely before the reader:

1) Covered shoot when 4 cm tall declined 15° for 2 to 3 hrs. — erected and grew vertical 30 days — then declined 35°, now 31 cm tall — after 1 day vertical again — after 12 hrs.

declined 30° — after 12 hrs. vertical — after 12 hrs. declined 15° — after 15 hrs. vertical, and so continued for 2 days when experiment ended. Total hight 34 cm. Period of observation 36 days.

2) Shoot required 12 days to grow from 2 cm below surface of earth to 15 cm above earth, temperature averaging about 22°. All this time the shoot was erect, then 1.5 cm of apex bent 15° from vertical — thus for 27 hrs., then vertical — after 3 hrs. 45 min. declined 15° — after 55 min. vertical — after 10 hrs. 35 min. declined 20°; from this time till the end of the experiment 35 days after the beginning, total hight being 66 cm, the tip nutated up and down touching all points of the compass in irregular movements, never declining below 40° from the vertical, usually declining but 15° to 20°, never pausing more than 24 hrs. in one position, and erecting itself to the vertical position 11 times. For a period of 14 days, observations were made from 3 to 11 times daily.

3) Shoot 14 cm tall in cone when nutation began, 6 mm of tip declining 10° — after 1 day vertical — after 1 day declined 10° — after 1 day vertical — after 1 day declined 20° — next day declined to 30° — next day declined to 45° — after 1 hr. vertical — after 7 hrs. declined 15° — after 2 days declined to 30° — after 2 days declined to 60°, and so continued for 2 weeks when experiment ended. Total hight of shoot 33 cm. Period of observation 35 days.

The foregoing three examples give the behavior of shoots thru a period within which these shoots in normal conditions would have developed the usual diageotropic frond. The following example is illustrative of the later behavior of 5 shoots which were followed to hights of from 109 cm as the lowest to 193 cm as the highest. All of these shoots were convered with the paper cones, or kept in a dark-room from the bud condition under the soil to the end of the experiment. Observations on number (4) were made every day, and for periods of several days at a time were made from 2 to 6 times a day. It is not to be supposed that all positions of these nutating stems were seen; but the observations were sufficiently frequent to detect any declination lasting 24 hours. Moreover a pause of 24 hours or more in one position, divergent by 20° or more from the vertical, must invariably be marked permanently in the stem by a considerable angle with the vertical. A summary of observations on one shoot follows:

4) For 22 days after coming above soil, plant, always in dark, showed no noticeable variation of tip from vertical, hight then 39 cm — then declined 30° for less than 9 hrs. — then vertical for 45 hrs. — then declined 25° for 20 hrs. — then vertical for 24 hrs. — then declined 30° for 21 hrs. — then vertical for 5 hrs. — then declined 40° for 19 hrs. — then rose to 20° from vertical for 12 hrs. — then declined to 40° and for 6 days nutated up and down and laterally with declinations between 20° and 70° — then vertical for 24 hrs. — then declined to 45° for 9 days —

then rose to 20° below vertical for 2 days — then declined to 45° and experiment ended. Total hight of shoot 109 cm. Total period of observation 46 days.

In the light this shoot would have made the diageotropic curve at a hight of 15 cm to 20 cm.

The following is an example of 4 shoots which were never exposed to the light, which were not observed closely for details of nutation, but were followed in their later behavior to see whether they would adopt a constant direction of growth:

5) Shoot remained orthotropic for 18 days after appearing above ground, being then 23 cm tall. Mature assimilating shoots next older than one in the opaque cone averaged 21 cm vertical portion. From the beginning on thru a total period of 150 days, the shoot made a total growth of 177 cm, the tip then dying and a lateral branch being sent out later which continued the growth. During the whole period, after the first 18 days, the tip of the main axis alternately declined from 45° to 70° and rose to the vertical, remaining never more than a few days (1 to 8) in one position. The record shows the tip was vertical when the shoot was 48 cm tall, 61 cm, 79.5 cm, and 172 cm. The last hight was attained only 8 days before the death of the tip.

3. Behavior of shoots exposed to light for one to several days. As clearly as the experiments illustrated by the foregoing examples demonstrate the inability of the plant in the absence of light to retain its plagiogeotropism, after relinquishing its negative geotropism, not less clearly does another set of experiments demonstrate the specific ability of light to make permanent this diageotropism even when light is cut of for days before the plant shows this reversal of response. This series of experiments has included the study of the behavior of 21 shoots of *Asparagus* from which light has been excluded after these shoots had been exposed to light from one to many days. The shoots were selected for exclusion from the light after they had attained various hights varying from 1 mm above ground to 8 cm above ground, the latter size belonging to shoots which were nearly ready to begin the diageotropic curve. The preparations were kept in the dark-room, or opaque covers as paper cones were used as in the former set of experiments, the assimilating shoots in the same pots being allowed to continue their functions. Representative experiments are given here.

6) Pot with a young shoot 8 cm above ground was removed from greenhouse to dark-room. Tip was already nutating preparatory to going to the transverse position. First day in dark, tip kept vertical position — second day, tip declined to 25° from vertical — after some nutation, tip reached the horizontal position on 4th day after placing in dark-room, held this position permanently and unfolded its branches, including needles.

7) Shoot 7 cm tall when covered — in the dark erect for 3 days — then declined 30° when 11 cm tall — 5th day declined to 35° — 7th day decliged to 80° — 8th day declined to 90° —

9th and 10th day same position — 11th day lateral branches unfolding, and on to 14th day remained in same position with branches unfolded when observations ended.

8) Shoot 6.5 cm tall when covered, erect; older shoots outside cover, 9 cm tall when transverse bend was made. After 2 days, covered shoot bent 45° from vertical — after 3 days more declined to 70° — 1 day more same — during following 14 days declined to 90° and unfolded lateral branches. Numerous observations showed no considerable nutation of tip from time declination began. Total length of shoot 20 cm. Period of observation 26 days.

9) Shoot 7.7 cm tall when convered, erect; older shoots outside cover were 14 cm tall when transverse bend was made. After 2 days covered shoot declined to 80° — so continued for 10 days when lateral branches of first order were unfolded. Total hight of shoot 18 cm. Period of observation 12 days.

The examples described under 6, 7, 8 and 9 above are clear cases of cessation of growth after the upper part of the shoots had reached the transverse position. The following 4 plants had perhaps not reached their definitive position, for they had not unfolded their lateral branches when the experiments were ended. These 4 shoots however declined steadily each in one plane, instead of nutating irregularly as did numbers 1, 2, 3, 4 and 5, indicating that light had some influence.

10) Shoot 1.7 cm above ground when covered, vertical; older shoots outside cover were 20 cm tall when transverse bend was made. After 8 days covered shoot declined to 40° — so continued for 12 days, when shoot 36 cm long — during next 8 days shoot declined to 90° where it remained for 6 days when experiment ended. Lateral branches were not unfolded. Period of observation 34 days.

11) Shoot 4.5 cm tall when convered — for 11 days mostly vertical, then declined 30° — 12th day same — 13th day same — 14th day declined to 45° when experiment ended.

12) Shoot 3.5 cm tall when covered — for 9 days vertical, then declined 30° — 11th day declined to 35° — 12th day same — 13th day declined to 45° — 14th day same when experiment ended.

13) Shoot 1.5 cm tall when covered — vertical till 11th day when tip declined 15° — 12th day same — 13th day vertical — 13th day evening declined to 30° — 14th day declined to 40°, and experiment ended.

The following 4 shoots were continued long enough under experiment to determine whether the plagiogeotropic position which they took was final. The effect of light is still evident:

14) Shoot 28 mm above ground when covered, grew erect for 10 days, when it reached hight of 24 cm. Older shoots outside cover showed length of 21 cm, the diageotropic curve being 11 cm above ground. On 11th day, covered shoot declined 15° — so continued for 3 days, then declined to 20° — next day declined to 30° — 17th day vertical tip, leaving section below bent 30° —

18th day tip declined 15° — 19th day vertical — 20th day declined 25° — 21st day vertical in morning, declined 30° at evening — 22d day declined to 40° — 23d day declined to 70° — position maintained to 37th day, then rose to 45°, where it continued till 44th day — 45th day declined to 70° — 52d day vertical, and so continued for 4 days — 56th day declined to 25° — 59th day rose to 10°, and so continned for 3 days when experiment ended. Total hight of shoot 117 cm. Period of observation 62 days. No lateral branches.

15) Shoot 22 mm above ground when covered. Older shoots outside cover about 20 cm long, bent to horizontal at middle. For 88 days this shoot was observed at intervals of 1 to 3 days, and seen to be behaving as number 14, now with tip vertical, now declined. On 88th day, tip was declined 15° from vertical, total hight was 82.5 cm — 111th day, tip erect — 125th day, tip erect – 160th day, tip erect, experiment ended. Between these times when the tip was found erect, it was seen to be declined 15° to 45°, tho it probably erected and declined many times between observations. Total hight of shoot 136.5 cm.

16) Shoot 18 mm above ground when covered. Next older shoot outside cone is 323 mm long, bent to horizontal about 17 cm above ground. 22 days after covering, shoot is 430 mm tall and is vertical — 37th day vertical — 48th day declined 15°, and so continued till 60th day when apex died at hight of 95.5 cm. Experiment discontinued. Lateral branch continued the growth.

17) Shoot 3 mm above ground when covered. Next older shoot outside cone is 25 cm long, horizontal bend 17 cm above ground. 9th day covered shoot was 14 cm tall, declined 15° — 9th day, afternoon, tip vertical — next 5 days vertical — 15th day declined 20° — 16th day vertical and so remained 5 days — 21st day declined 25°, later in same day vertical — vertical 22d and 23d days, then bent 20° — 23d day vertical — 24th and 25th days vertical — 25th day declined 30° — next 3 days nutated up and downthen vertical 2 days — 30th day declined 15° — 31st day declined to 30° — 32d day declined to 45° — 33d day declined to 60° — 35th day rose to 30°, same day declined to 45°, shoot 46 cm tall — 38th day vertical — during next 6 days tip nutated up and down from vertical to 30° declination, changing vertical plane of nutation daily or sometimes 2 or 3 times a day, observations made from twice to 7 times daily — 44th day tip declined to 40° where it remained without nutation for 2 days — 46th day declined in same plane to 75° where it remained 3 days — 49th day rose to 45° — 51st day rose to 15° below vertical — 53d day vertical and continued vertical for 10 days when experiment ended. Total hight of shoot was 83 cm.

V. Effect of Etiolation on Unfolding and Position of Branches.

On a former page of this paper it has been shown that a shoot grown in the dark adds greatly to the normal number of

internodes, shoots having been raised in the dark with 5 to 7 times as many internodes as they would have had in the light. To this phenomenon should now be added another, viz. the absence of branches, not including needles, on the eliotated main axis. Among several scores of shoots raised in the dark, 90 % have shown not a single branch. And those giving rise to branches have produced in most cases but one on an axis, never more than 4. Except for the production of a few needles, the unfolding of branches has never gone farther than the primary, save in 3 instances in which the primary branches died at the tip and subsequently gave rise to secondary. These primary and secondary branches produced in the dark show no disposition to take the horizontal position as they do in the light; rather, they nutate, as do the main axes, between the vertical and the horizontal position, and in my experiments have often assumed the vertical position for periods of hours and days.

A little more numerous than the primary branches on shoots raised in the dark are the clusters of needles, as already mentioned when discussing the relations of growth toward light. These needles in the light spread out in a horizontal plane, but on etiolated plants they are stunted and grow out with a brush-like arrangement, as radii of a hemisphere, apparently uncontrolled by gravitation, but oriented by the position of the parent shoot and their relation to one another.

VI. **Development of Diageotropism on Removal of Etiolated Shoots to Light.**

The etiolated shoots of *Asparagus* preserve their sensitiveness toward gravitation and light. In several instances, as already stated in this paper, these etiolated shoots have been tested with one-sided illumination, and found to make positive heliotropic curves within an hour.

These shoots retain their sensitiveness to gravitation also. A shoot that is vertical in the dark quickly bends bends back to the vertical when displaced. This was to be expected; but it is somewhat remarkable that the divergences which these etiolated, nutating shoots make with the vertical are also closely consequent on the change in response to gravitation. A shoot may be negatively geotropic today, plagiogeotropic tomorrow, and again negatively geotropic on the following day. Sixteen shoots confined in darkness from 1 to 6 months, and having various positions with relation to the direction of gravitation from 0° to 90°, were displaced from these positions. Some of them returned within 24 hours to their former directions, and the others left their new positions for directions more nearly coinciding with their former.

It is of interest to learn how these etiolated shoots which have never been exposed to light and have never developed a fixed diageotropic position will behave themselves toward gravitation when exposed to light. There have been in my experiments 13

shoots thus used. If these shoots were vertical when set out in the light, this direction was held for from 1 to 2 days, when the deflection to the horizontal position began. If the position of the shoots was 45° or more below the vertical when exposure to light began, the shoots invariably rose, reducing this angle by 10° to 40° during the first day and a half. The following is a representative instance of behavior:

18) Shoot grown in opaque cover to hight of 66 cm with declination of 30° when set out under open sky at 7 : 30 A. M., and shaded from direct sunlight. Direction maintained for 36 hours, then tip rose 15° — next morning declined to 30°, but later in day rose again to 15° — 4 th day morning declined to 30°, afternoon rose to 15° below vertical — 5 th day declined to 35° and unfolded branches — 6 th day declined to 65° — 7 th day declined to the horizontal position and ceased nutation.

VII. **Behavior of Plants on the Klinostat.**

Inasmuch as the development of diageotropism in normal growth is closely associated with the cessation of elongation of the shoot, it might be thot that revolution on the klinostat might cause a greater than normal elongation. An additional reason for imagining that this might be so is the result of growing the plant in the dark — the production of a greater number of internodes and the abscence of a final diageotropic position. When the test is made, however, it is found that revolution of the plant in the light with the axis of the klinostat horizontal causes no more than normal elongation. The shoot ceases growth at the usual size. Altogether 10 plants have been revolved on the klinostat to test this question, 6 with the axes of the shoots at right angles with the horizontal axis of the klinostat, and 4 with the axes of the shoots parallel with the horizontal axis of the klinostat. In the case of one of these plants, the revolution began before the tip of the shoot had come more than a millimeter above ground; the other shoots were from 1 to 6 cm high when revolution began. No unusual elongation was seen in any of them.

When revolution of these plants with the axis of the klinostat horizontal is conditioned so as to equalize light, the plant develops with all orders of branches related to the main axis as in *Asparagus officinale*. The aspect of the plant is very different from the usual. Instead of flattened frond, there is formed a central axis with branches growing out from it in several planes, these branches of the first order bearing their branches also in various planes, and finally the needles in brushes filling a hemisphere instead of flattened in a circle like the spokes of a wheel. Except for the needles, all of the branches of these plants grown on the klinostat make angles with the axis from which they arise of about 80° above and 100° below.

It is interesting to learn that as these plants grow to maturity on the klinostat, both main and lateral axes retain their

negative geotropism and positive heliotropism. At a time when branches of the first and second order are well unfolded, if the revolution of the klinostat is stopped at night, 3 or 4 hours suffice to produce upward curves at the tips of the main axis and branches. If the revolution is so carried out that the access of light is not equalized, the tips of the main shoot and branches will bend toward the stronger light. These results are wholly different from what one sees in plants in normal development; for in them main axis and branches are diageotropic as soon as the primary branches begin to unfold.

It has been shown in the work of Miss Conover, as well as my own, that the diageotropic axis of *Asparagus* is in a position of equilibrium however it may lie in the horizontal plane; and the same is true of the branches. Why then should this plant not develop diageotropism when revolved on the klinostat? Suppose that the plant is so revolved that its main axis is parallel with the horizontal axis of the klinostat. The main axis is always horizontal, but in spite of this it remains negatively geotropic. And in the same conditions of revolution the branches of the first order might place themselves in the horizontal position during revolution by bending forward or backward, parallel with the main axis.

Suppose, on the other hand, that the plant is fastened to the horizontal axis of the klinostat with the axis of the plant at right angles to the klinostat axis. In this position, some of the branches of the first order would be always in the horizontal direction if they merely grew out at right angles to the main axis. The main axis might place its tip in the horizontal (diageotropic?) position by merely turning 90° to the right or left of the direction of its older part. The evidence, however, is conclusive that diageotropism is not at all developed during revolution on the klinostat.

As the development of diageotropism has been detailed above for shoots placed in light after being raised in the dark, so the same process could be followed for shoots developed on the klinostat. But on the klinostat, main axis and branches hasten to their fixed position, while in the dark they make slow progress on their journey. Thus the development of diageotropism in plants raised to full maturity on the klinostat cannot be demonstrated by changes for which growth furnishes the evidence. The best that can be done is to remove such plants from the klinostat before they have wholly completed their growth. This has been done in the case of 2 pots with 5 shoots. The result was for the first one or two days a negatively geotropic elevation of the tips of the branches, followed after 3 days by a depression to the horizontal. The tip of the main axis also goes to the horizontal. The older parts of main axis and branches, which have unfolded in multiradial arrangement, retain this arrangement permanently, giving to the plant a very odd appearance.

B. **Behavior of Seedlings.**

The fact that the normal mature aerial shoots of the seedlings differ in their appearance from those growing from rhizomes has already been pointed out. This difference consists in the position of needles and branches in the 2 kinds of shoots, the needles and all other branches on the shoots from rhizomes being flattened into a single horizontal plane, while the needles on seedling shoots spread out in many directions, and the branches bearing the needles are not all brot into a horizontal plane.

Not less striking than the difference noted above, is the difference between the behavior of seedlings and other shoots when grown in the dark. As already recorded, the shoots from rhizomes, if caused to form in the dark produce no branches and do not develop a definitive diageotropism, tho they do make transitory plagiogeotropic curves. The shoots of seedlings raised in the dark produce both branches and diageotropic apices.

Several small pots were planted with *Asparagus* seeds in the month of July. The shoots began appearing above ground after 26 days. As these shoots grew in hight they showed but little nutation till they were 8 to 10 cm high, about 10 days after appearing above ground. There were 14 of these seedlings growing in the dark They all began declining but 5° to 10° the first day that declination began, the angle being 3 to 6 mm from the apex. For 2 or 3 days the tips nutated up and down, changing the plane of curvature, but not showing circumnutation. Soon the angle of curvature was seen to be 15 to 20 mm back from the tip while the declination went to 15° to 30°. After the first appearance of such a declination as this, the most of the shoots did not erect again and did not change the plane of curvature. The final planes of curvature were in about as many directions as there were shoots. Ten days to 2 weeks after the shoots began to decline at the tips, they had attained their final position. Six of the 14 had declined 90°, six were 60° to 80° below the vertical, one was 45°, and the other 30° from the vertical. The length of the declined portion varied from 7.5 cm to 2 cm.

These plagiotropic shoots bore branches also; only one of the 14 was without branches. The branches numbered from 2 to 6 on a shoot and varied in length from 3 mm to 45 mm. Each node of the plagiotropic part of the main axis, and each node of an unfolded branch bore needles; the apices of main and lateral axes also showed the needles diverging. The number of needles in a cluster was smaller than on a normal shoot, and the size of the needles was about one-half the normal. The smaller number in a cluster is probably due to the failure of many of the needles to elongate, as many short ones could be seen with a lens. The needles showed no control by gravitation in the positions they took, but the branches of lower order in general took the horizontal position; yet, a few branches on these seedlings, as already stated for seedlings grown in the light, took positions between the vertical and horizontal.

The tips of 3 of these 14 seedlings, for a length of about 3 mm, were declined at a smaller angle than the part lower down when the experiment ended; but in the rest of the plants, the tip continued at the same declination as the part below.

These preparations were continued for 7 weeks after the shoots began to appear above ground, for 34 days after the first seedling took its final diageotropic position, and 28 days after the last seedling took its final diageotropic position. These shoots have stopped growing; there is no indication of a resumption of the vertical position.

C. Behavior of twining Shoots.

A description of the appearance and behavior of a normal twining shoot is given under the "Introduction" to this paper.

Several shoots growing in free earth in a bed in a greenhouse were chosen for experiment; all showed that they were, in ordinary conditions, destined to climb. They were tested for their behavior in darkness. These shoots were covered with sheetiron or cardboard cylinders 20 cm in diametér and of various hights.

1) The first shoot selected was 4 mm diameter at the ground, and 27.5 cm in hight. It was orthotropic and bore no appendages except the nodal scales. Five days after exclusion of the light, the shoot had reached a hight of 39 cm, and its tip diverged some 45° from the narrow bamboo stake stuck into the ground and rising in the axis of the cylinder. It showed no evidence of twining. The tip continued to rise in the same direction for 3 days more when it arched over, forming an arc of more than a semi-circle. Such a form of tip as this is taken in the normally growing plant as evidence of twining; but this tip did not twine. For two days more this shoot was watched, and then it died from over-heating in the cylinder unprotected from direct sunlight. The shoot had reached a hight of 41.5 cm but had not twined about the stake. It is probable that, had it been growing in the light, it would have twined for the last 2 of the 10 days it was under experiment.

In subsequent experiments like the foregoing the covering cylinders were wrapped with several layers of white paper, air spaces being left between the layers. The removable caps, too, covering the upper ends of the cylinders were similarly protected from the sun, and there was no farther trouble from over-heating. The interior of the cylinders was thus kept cooler than the outside air in the hottest part of the day. This study was made thru the month of August.

2) A second shoot 35 cm in length, 4 mm diameter at the ground, was covered by a cylinder. Its tip at the time of covering had an S-shape curve 8 cm long. The shoot was tied to a bamboo stake about 7 mm in diameter. After 2 days under cover, the tip became vertical. On the 5 th day in the dark, the shoot had grown to a length of 58.5 cm, and its tip was bent in an arc of

90°, radius about 5 cm. It had not twined. On 7th day, tip in arc of about 67°, but no twining. Observations were continued on this preparation for a total of 21 days, during which the shoot made a growth of 108.5 cm, reaching a total hight therefore of 143.5 cm. Observations were made from once to 15 times a day, There was no twining. The most of the time, the tip nutated between the vertical and 90° below the vertical, often holding a declination ot 45° below the vertical for a day. For the most of the time, however, the tip was in motion in both vertical and horizontal planes. These movements were followed by observations at intervals of 15 minutes for several hours on each of 3 days, and for shorter times on other days, in order to determine the character of the movements. The movements constituted irregular nutation, not circumnutation. Of course, if they had been circumnutation, the shoot would have twined, provided the tip was kept close enough to the stake, and the diameter of the circuit was great enough to carry the tip about the stake. Both of the last-named conditions were fulfilled: Tho the tendency of the tip was to grow off at an angle with the vertical — an angle of 15° to 45° — and the tip sometimes was found 6 cm in horizontal distance from the stake, the tip was frequently brot back to the vicinity of the stake by loosely looping a cord around stake and shoot 5 to 10 cm back from the tip of the shoot. Several times when the inclined tip was seen to be moving horizontally, the flank, a centimeter or two back of the apex, was brot against the stake so that a continuation of the movement would carry the tip around the stake; but the tip never continued long enough in the same direction to make a complete circuit. Several times the tip had risen to the vertical direction and remained for hours in the orthotropic position. When the cylinder was removed from the plant at the end of the experiment, the shoot showed a fairly straight stem with no coils, and no appendages except the nodal scales.

3) A shoot, 2 meters long and without any branches, that had wandered over the ground and among other plants in the same bed without finding any support to twine about was buried in earth 40 cm from its apex, and the distal portion brot upright and tied to a thin bamboo stake. After 24 hours, the shoot had made one and four-fifths turns about the stake. It was now covered with an opaque cylinder, and observed from day to day for 8 days. For 3 days the shoot continued to twine, making in all four and three-fourths turns about the stake. During these 3 days, the tip of the shoot approached nearer and nearer the vertical, straightening its arch, and thus narrowing the path of circumnutation and making a steeper coil than at the beginning of the period. For the last 5 days there was no more twining. The tip rose parallel with the stake, adding 9 cm to its length in these last 5 days. No branches were developed up to the conclusion of the observations.

4) A shoot that had already twined about a vertical cord, making a spiral 47.8 cm long, was covered by an opaque cylinder. This shoot was beginning to unfold lateral branches 30 cm below

the tip, the longest branch being 3 cm. No secondary branches had unfolded. The apex of the shoot at the time of covering was bent over into the horizontal plane and projected 3.5 cm laterally from the stake about which the stem was twining. The first day after covering, the shoot made 1 complete turn; the second day, 1 more complete turn, and shortened the free tip to 2 cm beyond the stake; the third day, 1 more complete turn, and shortened the free tip to 5 mm with a declension of 45°. The 4th day after covering, the shoot made half a turn and twined no more to the end of the experiment, 6 days later. As in former experiments, so in this, the tip was several times brot back to the stake so as to make it possible to twine if circumnutation was taking place. Observations at 15 minute intervals for several hours in each of several days disclosed that, as twining ceased, circumnutation ceased. Nutation continued thruout the experiment, but the oscillations became smaller and smaller toward the end. The greatest divergence from the vertical on the second day before the last was 45°, and the declination during the first eight and one-half of the last 27 hours extended from 0° to 15°. During these eight and one-half hours, the tip became vertical 4 times. As in the preceding case, the turns of the spiral became steeper as the shoot neared the end of the twining. The turns of the spiral made in the light were 53 mm apart, on the 2 last days of twining 60 mm apart, and the last half turn made at the conclusion of twining stretched a vertical hight of 80 mm. (All these turns were made about the same stake, the diameter being about the same thruout.) The total elongation after covering was 53 cm, of which 35 were made after twining ceased, and this section extended in a vertical line.

It should be said that in the middle of the experiment when the shoot had reached the top of the stake, a cord 2 mm diameter was tied to the stake and fastened taut to a cross bar in the top of the cylinder, thus affording a means for the shoot to twine even if the possible circumnutation was in a very narrow circuit. The absence of twining in these conditions, as well as my direct observations as before recorded, demonstrates that there was no circumnutation during the last 6 days.

The regaining of the ability to twine after etiolation had caused its loss was followed in the shoots of the last 2 experiments.

5) The covering cylinders were removed at midday, and behavior followed in a few observations. Twenty-four hours after exposure to light, both shoots had taken on a pale green color in their apical 10 cm, and both tips were declined about 40° from the vertical, the bent portion having increased from 1.5 and 2 cm when the coverings were removed to 3.5 and 4 cm respectively. Forty-eight hours after exposure to light, the tips had still longer portions declining from the vertical. This increase in length of curved apex was the most noticeable change since uncovering. Ninety-six hours after uncovering, one tip was declined 40°, and the other 70°, with the curved portions 5 cm and 8 cm long respectively. Both tips look as tho ready for twining, but both

have bent too for away from the cords to grasp them. The tips are now tied back to the cords. Thirty hours later both tips were found twining, one having made 2 turns, the other 3 and one-half turns abouth the cords. It is evident therefore that the shoots were circumnutating yesterday, and began twining as soon as tied in position to do so. Possibly they would have twined the day before if they had been in proper position.

Discussion.

In the following discussion little time need be given to the consideration of the various activities of *Asparagus plumosus* which are similar to those of most orthotropic shoots. By reference to the experimental part of this paper, it will be seen that the aerial shoots of this plant, till they reach a hight of 10 cm to 30 cm, are negatively geotropic and positively heliotropic, as are most plants. At least the extent of this study has not discovered important differences. The negative thermotropism of the shoots has been observed but not followed in detail. It is the peculiar behavior of this plant in turning the upper part of its aerial shoot to the horizontal, as does *Tropaeolum* and *Hedera helix*, that will here receive our chief attention.

I. Cause of Plagiotropic Position.

In Miss Conover's[1]) paper, already referred to, very good evidence was given for regarding the plagiotropic position as due to diageotropism. This evidence, with my own added may be summarized here:

The plagiotropic declination is not due to negative heliotropism; for, in the first place, the shoot remains positively heliotropic while it is bending and after it has reached the horizontal position; and, in the second place, seedlings raised in the dark will go to the horizontal position, and shoots always in the dark, grown from rhizomes, will decline toward the horizontal.

The plagiotropic declination is not due to photonasty, for the same reasons as given in the last paragraph.

The plagiotropic position is not due to geonasty. The usual test for geonasty is made by inverting the plant so as to bring the formerly upper side of the shoot below; or the formerly upper side of the plagiotropic shoot is put in the flank position. The convex side of the curve should then become still more convex, on the supposition that the resistance of geotropism is removed by this change of position. This test, made for *Asparagus*, has given no indication that the plagiotropic curve in this plant is geonastic. Moreover, Miss Conover found by revolving a plant on the horizontal klinostat, the orthotropic part of the shoot being horizontal and the plant having recently made the plagiotropic

[1]) Conover, Behavior of *Asparagus plumosus* toward Gravitation and Light. (Plant World. XVI. 1913.)

bend, that the bend was promptly straightened out. If geonasty were the effective agent in bending the tip in normal conditions, then it ought not to be so readily overcome on the klinostat by autotropism.

I see no reason for calling this horizontal bend *geonyctonastic*, as Czapek[1]) applies this term to the bending of the flower stalk of *Papaver* and *Sedum*.

Diageotropism is the cause of the plagiotropic position. The horizontal position is assumed by the tips of seedling shoots kept in the dark from the seed. Revolution on the horizontal klinostat, started while the young shoot is orthotropic, causes the development of the shoot to maturity in the orthotropic condition, with all branches arranged radially and regularly spaced about the central axis. Miss Conover's result by the use of the centrifuge is also significant; since she found that if plants with young orthotropic shoots were kept on the centrifuge for several days, the tips of the shoots finally took a position parallel with the axis of revolution, this position corresponding to the plagiogeotropic position.

Altho the shoot becomes diageotropic on the centrifuge, it remains negatively geotropic on the klinostat, when revolved about its horizontal axis. As already noted, it might be thot that the main axis or its lateral branches would become diageotropic on the klinostat, since they are, or could place themselves by a small bend, in the horizontal position, that is, parallel with the axis of the klinostat. That they do not thus develop diageotropism is evidence that the plant must be at rest in order to give gravitation an opportunity to act for some time in the same direction on the cells which are active in the process of reversing the response to gravitation. A plant whose aerial shoot is in process of taking the diageotropic position may be reversed so as to place the formerly upper side downward. The bent portion of the shoot is uninfluenced by this change of 180°. But if the plant is revolved on the klinostat so that the horizontal axis of revolution passes thru the axis of the bent portion of the shoot, this bent portion being therefore in the horizontal position while revolving, the bent part goes back to the direction of the orthotropic portion of the shoot. This behavior shows again that, altho the cells acted upon by gravitation in bringing in plagiogeotropism may lie with any side directed toward the center of the earth, they must lie in the same position for a considerable time in order to give gravitation a footing for action.

II. The Plagiotropic Shoot remains Radial.

Since the young shoot of *Asparagus*, while it is curving from the vertical to the horizontal, and still in a growing condition, may be inverted without changing the progess of the apical portion

[1]) Czapek, Geotropismus und Pflanzenform· (Wiesners Festschrift. 1908. p, 92.)

toward the horizontal, and since there is no torsion of the central axis after displacement from its former position, it follows that the plagiotropic shoot is radial and not dorsiventral. Unlike most plagiotropic shoots, that of *Asparagus* does not become plagiotropic till near cessation of growth. One may invert the plant at any time without causing the tips of main axis or branches to leave their horizontal position. This absence of dorsiventrality is evident in appearance as well as in behavior.

In the preservation of its radial condition, *Asparagus* resembles rhizomes,[1]) runners of *Fragaria vesca*[2]) and *Rubus caesius*.[2])

III. Effect of Light on Diageotropism.

The matter of the participation of light in the assumption by aerial shoots of the plagiotropic position is not at present in a satisfactory condition. Thus Czapek[3]) reports the shoot of *Glechoma hederacea* as horizontal in the dark, while both Oltmans[4]) and Maige[5]) report only the older shoots of this plant as horizontal in the dark, and state that the spring or young shoots grow vertically upward in the dark. Czapek[3]) reports the shoots of *Lysimachia numularia* as vertical in the dark, horizontal in the light; while Oltmans[4]) finds these shoots vertical in dark and in weak light, horizontal in strong light; and Maige[5]) finds them rising to the vertical position when transferred from diffussed to direct sunlight. Illustrations of this sort could be multiplied. But, as Pfeffer[6]) points out, these differences would in large measure disappear, had all authors given attention as have Oltmanns and Maige, to the physiological state of the material they worked with — had they worked with plant — members of the same stage of development, and had they used the same intensities of illumination.

The earlier writings[7]) on the causes of change from the orthotropic to the plagiotropic position were wont to refer the behavior to a variety of responses, differing in different plants, such as negative heliotropism, positive geotropism, photonasty and

---

[1]) Elfving, Über einige horizontal wachsende Rhizome. (Arbeit. bot. Inst. Würz. II. 489.)

[2]) Czapek, Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. (Sitzber. Wien. Akad., Math.-naturw. Kl. CIV. Abt. I. 1895. p. 1197.)

[3]) Czapek, l. c.

[4]) Oltmans, Über positiven und negativen Heliotropismus. (Flora. 83. 1897. p. 1.)

[5]) Maige, Recherches sur les plantes rampantes. (Ann. Sci. Nat. Sér. 8. VII. 1900. p. 249.)

[6]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. 1904. p. 677.

[7]) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870. — Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. (Arbeit. bot. Inst. Würz. II. 1879. p. 226.) — Czapek, l. c.

geonasty, as well as diageotropism; but the later writings[1]) show a tendency to refer the change in most plants to diageotropism alone, this diageotropism being, in many cases, induced by light. I fail to find anywhere in the literature a case in which the plagiotropic declination of a formerly orthotropic shoot may not be induced by the action of light. In the seedlings of *Asparagus plumosus,* however, we have such an instance. Raised in darkness from the seed, the aerial shoots make as great a declination as tho raised in the light. The angles of declination run usually from 45° to 90°; only one of my 14 seedlings showed its declination less than 45°. These angles are about the same as made by seedlings grown in the light; for while the declination of shoots growing from rhizomes is almost invariably 90°, that of normal seedlings is, in perhaps half of the number, less than 90°.

This prompt bending of the seedling shoot into the plagiotropic position in the dark was a surprise to me. One may assume that in phylogeny the appearance of this curve is secondary. Hence, on the principle that the seedling resembles, more or less, ancestral forms, one might expect the seedling in the dark to grow erect. The taking of the plagiotropie position in the dark under apparently the sole influence of gravitation might be interpreted as an inheritanee, and the change of attunement to gravitation might be regarded as due to a phasogenic ekphory[2]) related to the approaching cessation of growth.

Altho it is evident by observation of seedlings kept always in the dark that light can have little if anything to do with the diageotropic position assumed by them, it is just as evident that light has considerable influence on the establishment of the diageotropism of shoots grown from rhizomes. It has been pointed out that the young orthotropic shoot of *Asparagus,* growing in light, usually has its vertical plane of curvature determined by the direction of light; that is, the positive heliotropism of the shoot keeps the tip more or less declined for a week or more before the diageotropism makes itself evident, and then the diageotropic decline is in the same vertical plane as the former heliotropic bend. This determination of the vertical plane of curving by light is exactly what takes place, according to Czapek[3]), in the normal declination of the epicotyl of *Cucurbita pepo.* But this is not the only effect of light in this phenomen. By reference to the part of this paper under the caption, „Behavior of Shoots never in Light", it will be seen that without light, the shoots never attain a fixed plagiotropic position. They begin to make the plagiogeotropic decline in the dark, they may decline 15°, 30°, 45° or rarely go nearly to the horizontal, but after a pause of a few hours or a few days, they invariably erect themselves again to the vertical direction. And

---

[1]) Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrb. wiss. Bot. XXXIII. 1898. p. 175.) — Maige, l. c.

[2]) Semon, Die Mneme. Engelmann, Leipzig 1908.

[3]) Czapek, Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. (Flora. 85. 1898. p. 424.)

this alternate declension and erection of the tip continues as long as the shoot continues to grow in the dark, which may last for several months. This declension and erection of the tip is not mere ephemeral nutation. I could not see that *Asparagus* increased its ephemeral nutation in the dark, as Maige[1]) found to be true for *Stachys palustris* and *Mentha arvensis*. Each of the larger declinations that the tip took was immediately controlled by gravitation as was demonstrated several times by displacing the shoots from that position, and noting their quick return. There were also positions, divergent from the vertical, assumed often for but brief periods, an hour, more or less. Whether in such a case plagiogeotropism had taken the tip to its position, i had no means of determining, except to remember that on the horizontal klinostat in the dark such nutation did not take place.

By reference to that part of this paper entitled, „Behavior of Shoots exposed to Light for One to Several Days", it will be seen that the effect of light on the assumption and retention of the diageotropic position makes itself felt at a distance of several days, 8 days at least. This is evidenced from the fact that those shoots which were covered from the light 8 days, or less, before they made the plagiogeotropic decline, retained the plagiotropic position permanently and unfolded their branches. Other shoots which were covered for a longer time before they made the decline, 11 days or more, probably would have erected later, but the experiments were not continued long enough to determine. But since the branches had not begun to unfold, it may be inferred that the shoot had not come to its definitive growth. Both in the normally growing plants and in those growing in the dark, the beginning of the unfolding of the branches was a sign that elongation of the main axis was about to end. The formation of the plagiotropic curve is thus a phase phenomenon, related to the physiological state, related to the approaching cessation of growth. Apparently, on the withdrawal of light, the inhibition of growth is removed and there arises a contest within the plant itself, on the one hand, for ending growth and making the plagiotropic curve, and, on the other, for continuing growth. Temporarily one tendency gains the ascendency and temporarily the other, and thus the contest goes on indefinitely, but with the end-result favorable to growth; for the orthotropic elongation of the shoot in the dark is far in excess of the plagiotropic. In the case of seedlings, the exhaustion of stored food entails the cessation of growth in the dark. Whether the seedling shoots would make the plagiotropic bend in the dark, were there a continuing supply of food, we have no means of knowing.

That light bears some part in bringing the aerial shoot growing from the rhizome to the full diageotropic position, thru changing the response to gravitation is illustrated by the behavior of such

---

[1]) Maige, Recherches sur les plantes rampantes. (Ann. Sci. Nat. Sér. 8. VII. 1900. p. 249.)

shoots when restored to the light after weeks or months in the dark. It has already been said that the position normally assumed by the shoots when growing in the light is the horizontal, and that etiolated shoots in the dark, as a rule, descend to an angle considerably above the horizontal, alternating up and down between the vertical position and a declination of 15° to 45°. On removing these etiolated plants to the light, diffused light because direct would be injurious in summer, they invariably lift their apex 10° to 30° after the lapse of 8 to 36 hours, then nutate narrowly up and down for 2 to 5 days, and then begin the rapid decline to the horizontal from which there is no return. Meantime, the branches begin to grow out, and growth of the main apex slows down. In watching the behavior of these plants, one cannot escape the conviction that the plagiogeotropism of the shoot in the dark is of a somewhat different quality from the plagiogeotropism of the shoot in the light. It might be more correct to say that the internal conditions surrounding the plagiogeotropism must be different in the two cases. Plagiogeotropism in the light is intimately associated with cessation of growth; in the dark, growth proceeds unchecked. The assumption of the transitory plagiotropic position in the dark is hesitating and variable; the movement to the plagiotropic position in the light is unhesitating and unvarying. One recognizes the phenomenon as a distinct change in behavior.

IV. Light as Related to Cessation of Growth.

Many times in the present paper the statement has been made that, if the shoots from the rhizomes are covered from the light early enough, these shoots have an indefinite elongation. These etiolated shoots not only have longer internodes than those growing in the light, but they have been raised with 7 times as many internodes as a normally growing shoot would have, and elongation was not then ended. It must be therefore that light acts as an inhibiting influence on growth, and in the absence of the inhibiting agent elongation finds no hindrance. Light alone, without the action of gravitation, is the inhibiting agent; for, on the klinostat in the light, a young shoot revolved about its axis laid horizontally ends its elongation as readily as when growing at rest. That the taking of the plagiotropic position is not the stimulus for cessation of growth is shown by the klinostat experiment in which growth ceased without a bend of the stem and without developing diageotropism. The inhibiting effect of light, however, is not direct. Changes are set in operation which continue to act for days after light is cut off. In the experiments cited in an earlier part of this paper the retardation of growth was not marked for at least 8 days, and the cessation did not occur for at least 12 days after light was excluded.

V. **Light as Related to Unfolding of Branches.**

Goethe[1]) in his "Farbenlehre", stated that plants grown in darkness did not unfold their lateral buds. Sachs[2]) contradicted this statement, but Jost[3]) found that *Fagus silvatica* did not unfold its lateral buds in the dark, and *Asparagus plumosus* follows the behavior of Fagus. In the case of seedlings, hewever, and in the case of shoots growing from the rhizomes, the shoots being removed from light not more than 6 to 8 days before ready to take the diageotropic position, the lateral buds unfold into branches not differing greatly from the normal. This unfolding of the buds of the seedlings and of the other shoots named is to be accounted a correlation when compared with the lack of unfolding in other shoots of *Asparagus,* since the shoots which unfold their lateral buds in the dark are all nearing the end of the growth of the main axis. This failure of etiolated shoots to unfold their lateral buds cannot be due to a lack of sufficient building material, since the main axis in many of my etiolated shoots grew for more than a meter after the normal time for unfolding the lateral buds. There was therefore enough material for forming the branches, but the plant did not dispose its supply of food for the unfolding of the lateral buds. Similar results are indicated by Sachs[4]) working with the growth of the leaves of *Cucurbita pepo,* and by Jost[3]) working with the leaves of some of the Leguminosae and the branches of *Fagus sylvatica.* Sachs' explanation of the smaller size of leaves in the dark is that the leaves become diseased; Jost has offered the hypothesis that it is due to the competition for food. There is a third possibility at least, that is that the plant disposes of its supply of food by correlation, correlation here not being equivalent to competition. None of these hypotheses attempts to show the mechanism of operation.

The lack of unfolding of the needle-bearing branches of the etiolated shoot extends also to the needles. Even in seedlings grown in the dark, which unfold the larger branches as well as tho in light, the needles are much reduced in size. The etiolated seedlings, therefore, agree in behavior with seedlings of most plants in failing to develop their assimilating organs in the dark.

VI. **Light as Related to Twining.**

From the experiments already cited, it is evident that if a shoot destined for twining in the light is covered from the light

---

[1]) Goethe, Farbenlehre. Sämtliche Werke. Cotta'sche Ausgabe 1840. Bd. 37. p. 208.

[2]) Sachs, Bot. Zeitung. XXI. 1863. Beilagen. p. 11.

[3]) Jost, Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rotbuche. (Ber. d. D. Botan. Gesellsch. XII. 1894. p. 194.)

[4]) Sachs, Lectures on the Physiology of Plants. Translated by Ward, Oxford 1887. p. 532.

2 or 3 days before twining is to begin, the twining is wholly inhibited. Moreover, a shoot that has already been twining for some time may be made to cease twining in 3 days by depriving it of light. A shoot that has ceased to twine in the dark will, in the light, regain its ability to twine in 3 or 4 days in summer conditions. The relinquishment of twining is brot about by 2 changes in circumnutation: 1) The diameter of the circuit is greatly reduced, becoming zero when the tip rises to the vertical; 2) the regular movement of the tip of the stem changes to the irregular nutation of an ordinary orthotropic stem. The case has its points of resemblance to the behavior of the non-twining stem in the dark. In the latter, the plagiogeotropism alternates irregularly with negative geotropism; while with the twining shoots, the response to gravitation which leads to the regular circuit of the tip changes in the dark irregularly and transitorily to negative geotropism. But in the twining shoots in the dark, there is no temporary return to circumnutation long enough to permit one complete circuit; that is, there is not one complete turn about a support. The access of light restores to the plant its plagiogeotropism and its circumnutation, but only after the lapse of 3 or 4 days. The length of this restoration period indicates that here, as in the case of the non-twining shoots, there are internal processes concerned with the establishment of the plagiogeotropism which require considerable time for their consummation.

VII. Biological Significane of the Behavior of Asparagus.

This *Asparagus* being in its greatest development a twining plant, and twining plants generally in their native habitat having to contend with the shade of the plants which give them mechanical support, one might wonder that the twining habit should be so readily relinquished in the dark. But it must be remembered that the degree of illumination necessary to insure twining has not been determined; it may be that weak light is sufficient. On the other hand, the plant, by growing straight instead of coiling, travels a considerably greater distance, and thus, other things being equal, stands a better chance of gaining the light. And, even without twining, the plant may be able to grow up thru a thicket by the aid of its hook-like nodal scales, which, it must be remembered, are the only appendages well developed on the etiolated shoot.

The advantage to the plant in changing, in the dark, its normally short shoots into vertical shoots of great elongation is too apparent to need comment. By this process the plant converts, as far as growth in the dark is concerned, its normally short, diageotropic shoots, and its normally long, twining shoots into shoots of a common habit of growth, a common appearance, both negatively geotropic and orthotropic; or, rather, it should be said that the resultant direction of growth is vertical or nearly so, so that the effect is as tho negative geotropism dominated the behavior.

However, tho the shoot at its earliest origin predestined to be a short non-twiner with horizontal tip, and the shoot predestined at its origin to be a twiner may be the same length, meters long, in the dark, may look alike and behave alike, the one is still in its inner capacity a non-twiner and the other a twiner, as subsequent exposure to the light demonstrates.

Lateral buds fail to unfold in the dark, and this may be regarded as an exemplification of the principle of conservation. The failure of the needles to attain their full size in the dark may be referred to the same class of phenomena as the stunted growth of leaves in the dark, since the needles are the assimilating organs.

The biological significance of the horizontal bend of the upper third to a half of the non-twining normal shoots is not easy to perceive. If one were acquainted with the native environment of the plant the task might be easier. None of the benefits assigned to similar behavior on the part of *Hedera helix*, *Tropaeolum*, *Cucurbita*, *Glechoma*, *Vinca* and others will answer for *Asparagus*, for the reason that immediately on taking the horizontal position, *Asparagus* ceases to grow in length. If one observes a potted plant with 6 to 12 non-twining shoots he sees that the horizontal portions of these shoots are in stories, one above another, the oldest below and the last formed the uppermost. The shoots interfere very little with one another, their arrangement in stories leaving horizontal spaces between the stories of fronds. This arrangement also can hardly cause sufficient shade to reduce the carbon-assimilation of the lowest story of shoots, for the fineness of the members of the branching system and their distance apart allow abundant light to penetrate to all shoots. But if the shoots grew erect, there would probably also be sufficient light tho the branches of the shoots would be crowded more closely together. If the plants grew closely together in beds, it would seem as tho the horizontal position would cause as much crowding as the vertical. Inasmuch as in nature we may suppose the direction of the plane of the diageotropic curve to be usually determined by the positive heliotropism of the shoot, it might follow that the shoot would receive more light in the horizontal position, because of shading from above, than tho it grew erect.

Summary.

1. In form and behavior, *Asparagus plumosus* var. *nanus*, possesses 3 kinds of aerial shoots: 1) Seedling shoots which grow to a length of 10 cm to 15 cm, bend their terminal 3 cm to 5 cm into a plagiogeotropic position, while the branches not needles show a weak form of plagiogeotropism, and the needles are almost indifferent to gravitation; 2) non-twining shoots from rhizomes which attain a length of 10 cm to 60 cm, bend the upper one-third or one-half of the shoot to the horizontal, while branches of all orders

including needles take the same horizontal, diageotropic position; 3) twining shoots from the rhizomes which grow erect for 40 to 60 cm, and then begin to twine, rising from one to several meters, finally bending the apical 10 to 15 cm over into the horizontal position, at the same time unfolding buds along the spiral stem and along the terminal horizotal portion, the branches of all orders taking the horizontal, diageotropic position.

2. The horizotal or oblique position taken by the various parts of the aerial shoot is due to a reversal of response to gravitation, the shoots being at first negatively geotropic.

3. Seedling shoots are able when grown in complete darkness to take the plagiogeotropic position as well as those grown in light; but aerial shoots from rhizomes require the presence of light to enable them to attain and retain the horizontal position.

4. Tho all kinds of shoots are positively heliotropic, the direction of light has nothing to do with the development of diageotropism, except that it may determine the plane of the diageotropic curve, by first causing a heliotropic curve, and thus giving gravitation a footing for the development of diageotropism. There is no evidence of geonasty or photonasty.

5. The influence of light on the development of diageotropism can be marked for at least 8 days after the plant has been placed in the dark.

6. Growing shoots, revolved abont the horizontal axis of the klinostat, develop to maturity with no indication of diageotropism. The shoot develops its branching system with the same arrangement of parts as in an ordinary orthotropic plant, quite unlike the habit of this *Asparagus*.

7. When the aerial shoot becomes diageotropic and horizontal, it is still in morphology and physiology radial.

8. The elongation of the aerial shoot is brot to an end by the action of light. In the dark, growth seems capable of continuance as long as food lasts.

9. Only in seedling shoots do the lateral buds unfold in the dark.

10. The spinous nodal scales of the main axis of the aerial shoot are helpful in climbing, and develop about as well in darkness as in light.

11. The unfolding of lateral buds on the normal shoot seems to be phasogenic, as they do not unfold till the end of the growth of the main axis is near. This relation may indicate why the buds unfold on seedling shoots in the dark, growth being here brot to an end by lack of food, but do not unfold on shoots from rhizomes, these latter shoots while in the dark being supplied for a year or more with food from rhizome and roots.

12. The reversal of response to gravitation is also phasogenic, since it appears at the same time as the unfolding of lateral buds, being therefore related to the cessation of growth of the main axis.

13. The unfolding of lateral buds cannot be conditionned by the inception of diageotropism; for the branches develop on the

shoots revolved on the horizontal klinostat, while the shoot retains its negative geotropism.

14. The assumption of the diageotropic position by the apex of the shoot cannot be conditioned by the unfolding of the lateral buds; for, in one of my seedlings grown in the dark, the plagiogeotropic position was taken by a shoot whose buds never unfolded, and in the case of shoots from rhizomes, the shoots in the dark, temporary plagiogeotropic curves were made with no attendant unfolding of branches.

15. The assumption of the plagiogeotropic position by seedlings in the dark, and to a less degree by other shoots never exposed to light, has become hereditary.

16. The presence of light is necessary for the development of circumnutation, and hence for twining. A shoot that has been twining about a support will relinquish twining after the exclusion of light for 3 days.

17. The biological significance of various behaviors of *Asparagus*, like the removal of inhibition of elongation of the aerial shoot in the dark, the relinquishing of twining in the dark, the failure to unfold lateral buds in the dark, and the absence or stunded growth of needles in the dark, may be referred to the conservation of building material. The significance of the bending to the horizontal of the upper third or half of the aerial shoot from the rhizome and of the seedling may possibly bring the assimilating part of the plant into greater light.

Untersuchungen über den Bau der Haftorgane einiger Pflanzen.

Von

Reinhard Wegener.

Mit 26 Abbildungen im Text.

A. Historische und allgemeine Vorbemerkungen.

„Zu den verschiedenen Mitteln, welche die Pflanzen zu ihrer Verbreitung besitzen, gehört auch dieses, daß sie mit Vorrichtungen versehen sind, vermöge welcher sich ihre Früchte, selten die einzelnen Samen, an die Haare oder das Gefieder der Tiere anheften, so daß sie von letzteren in der Nähe oder in der Ferne, jedenfalls in einem verhältnismäßig großen Abstande von ihrer Mutterpflanze ausgestreut werden können." So schreibt Hildebrand in seiner Abhandlung „Über die Verbreitungsmittel der Pflanzenfrüchte durch Haftorgane" (1).[1]) Er geht in dieser Arbeit auf derartige Verbreitungsmittel näher ein und weist darauf hin, daß bereits Gärtner in seiner Carpologie[2]) solche der Verbreitung von Früchten dienende Vorrichtungen für viele Fälle richtig beschrieben und abgebildet, ihre Bedeutung für die Pflanze aber nicht erkannt hat. Hildebrand zeigt nun, daß solche Verbreitungsmittel an den morphologisch verschiedensten Teilen der Pflanzen vorkommen und daß sie, obwohl alle demselben Zwecke dienend, in ihrem anatomischen Bau große Mannigfaltigkeit aufweisen. Er teilt sie in zwei Gruppen ein, nämlich erstens in solche, bei welchen die Verschleppung durch hakige, stachelige oder rauhe Anhänge bewirkt wird und zweitens in solche, bei welchen dieser Zweck durch Klebrigkeit oder Verschleimung erreicht wird. Die Haftorgane der ersten Gruppe, die allein in vorliegender Arbeit

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 885.

[2]) Gärtner, De fructibus et seminibus plantarum.

berücksichtigt werden sollen, hat Hildebrand auf ihren morphologischen Wert, auf ihre Anordnung an den einzelnen Teilen der Pflanze und auf ihren anatomischen Bau untersucht. Was den letzten Punkt anbetrifft, so hat er die allgemeinen Bauprinzipien dieser Haftvorrichtungen angegeben, die einzelnen von ihm untersuchten Fälle beschrieben und abgebildet, meist in Form von Übersichtsbildern, zum Teil aber auch in Form genauerer anatomischer Zeichnungen. Hildebrand weist zwar darauf hin, „daß diejenigen Teile der Haftorgane, welche dem Anheften speziell dienen, vor den anderen eine hervortretende Verdickung zeigen und dadurch zweckentsprechend gestärkt und widerstandsfähig sind usw.", dagegen hat er auf die chemische Beschaffenheit der betreffenden Teile keine Rücksicht genommen. — In neuerer Zeit findet man bei A. Kerner (5) [1]) solcher Haftorgane Erwähnung getan. Kerner geht auf den anatomischen Bau jedoch nicht ein und gibt auch nur Übersichtsbilder. — In seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie" hat Haberlandt (6) [2]) im Schlußkapitel des Abschnittes über das mechanische System betitelt: „Einrichtungen für besondere mechanische Leistungen" einige der typischen Haftorgane beschrieben und z. T. auch abgebildet. Zunächst werden hier die sogenannten Kletterhaare der Kletter- und Schlingpflanzen berücksichtigt, sodann die widerhakenförmigen und krallenförmigen Haftorgane der Samen und Früchte betrachtet.

Gegen Ende des Wintersemesters 1910/11 veranlaßte mich Herr Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Haberlandt, den anatomischen Bau der Haft- und Kletterorgane zum Gegenstand weiterer genauer Untersuchungen zu machen, deren Resultate im folgenden geschildert werden sollen.

Die Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der von mir untersuchten Haftorgane wird in zwei Abschnitten vorgenommen werden.

Im ersten Teil der Arbeit mögen diejenigen Haftorgane besprochen werden, welche, vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet, als Haare aufzufassen sind, die also dadurch zustande kommen, daß Epidermiszellen der Fruchtwand, des Stengels usw. zu entweder kurzbleibenden oder langauswachsenden, ein- oder mehrzelligen hakenartigen Organen werden. Die an die Haftzelle grenzenden Epidermiszellen können dabei entweder nur dadurch für die Haftfunktion in Betracht kommen, daß sie die Hakenzelle mit der Fruchtwand, dem Stengel usw. mehr oder weniger fest verbinden, oder außerdem noch auf andere Weise der Haftfunktion dienen, wenn sie nämlich mehr oder weniger stark ausgeprägte, zuweilen hoch über die Oberfläche des betreffenden Pflanzenteiles emporragende Sockel bilden.

Im zweiten Teil gelangen dann diejenigen Haftvorrichtungen zur Besprechung, welche aus größeren Gewebekomplexen bestehen.

---

[1]) Kerner, l. c. p. 806 ff.
[2]) Haberlandt, l. c. p. 186 ff.

B. Spezielle Untersuchungen.

1. Trichome.

a) Einzellige Trichome.

Zunächst sollen die der Haftfunktion dienenden einzelligen Haare beschrieben werden. Wenn diese nur kurz auswachsen, so läßt sich im allgemeinen bemerken, daß sie gar nicht oder nur sehr wenig gekrümmt sind, gewöhnlich die Form eines Sägezahnes haben, außerordentlich starke Wände besitzen und mit scharfer, häufig massiver Spitze enden. Die Basis ist gewöhnlich von elliptischer Form, häufig sehr langgestreckt, und zwar liegt die große Achse dieser Ellipse in derselben Richtung, in der die Hauptinanspruchnahme des Haftorganes erfolgt. Dadurch ist mit Rücksicht auf die Festigkeit viel gewonnen, denn es liegt eine biegungsfeste Konstruktion vor. Diese besonders an Kletterpflanzen vorkommenden Haftorgane sind meistens so orientiert, daß die Spitzen nach abwärts zeigen.

Die als Haftorgan fungierende Epidermiszelle kann aber auch in anderen Fällen und zwar besonders dort, wo es sich um Haftvorrichtungen der Früchte handelt, zu einem längeren Trichom auswachsen, welches nur an der Spitze mehr oder weniger hakenförmig umgebogen ist. Die Wände sind dann nicht immer allzu stark, auch sind die Haken nicht in allen Fällen sehr spitz. Der Querschnitt der Basis ist nicht elliptisch, sondern ungefähr kreisförmig. Eine Aussteifung in bestimmter Richtung ist hier nicht vorhanden und wohl auch nicht notwendig, da die Inanspruchnahme vor allem auf Zugfestigkeit und in verschiedenen Richtungen erfolgt.

Asperula aparine M. B.

Der Stengel und die Ränder und Mittelrippen der Blätter dieser Pflanze sind mit einzelligen Hakenzellen versehen, von denen die am Stengel befindlichen den durch mechanische Stränge verstärkten, weit hervorspringenden Kanten aufsitzen. Die Spitzen sind stengelabwärts gerichtet. Die Hakenzellen sind außerordentlich kräftig gebaut und haben eine massive, sehr scharfe Spitze. Die Wand besteht aus zwei schon in ungefärbtem Zustande scharf voneinander abgesetzt erscheinenden Schichten. Die innere und schwächere Schicht ist gelblich-weiß, die äußere, außerordentlich starke, sehr deutlich geschichtete und cutinisierte Lamelle intensiv gelb. Die Cutinisierung ist aber nicht auf die Wände der Hakenzelle und der Epidermiszellen beschränkt, sondern dringt tiefer ein, so daß auch die Wände der hypodermalen Bastzellen cutinisiert sind. Die starke Cuticula ist stark braun-gelb gefärbt und erscheint nicht ganz homogen.

Im Prinzip genau so gebaute, nur etwas kleinere Haftorgane sitzen an den Rändern und auf den Mittelrippen der lanzettlichen Laubblätter. Die Spitzen der an den Blatträndern befindlichen Haftzellen sind durchweg nach der Blattbasis gerichtet, während

die auf der Rippe sitzenden ihre Spitzen der Blattspitze zukehren. Auch die an den Blättern sitzenden Haftorgane haben außerordentlich starke cutinisierte Außenwände und scharfe Spitzen, sodaß wie die Stengelkanten so auch die Blattränder und Blattmittelrippen fest und scharf wie Sägen sind.

Wahrscheinlich dienen diese scharfspitzigen kurzen Haare von *Asperula aparine* nicht nur zum Klettern, sondern stehen auch im Dienste der Verbreitung der Pflanze, umsomehr, als sonst wohl in keiner Weise für die Fortbewegung der Früchte gesorgt ist; denn die Früchte sind glatt und nicht wie die von *Galium rotundifolium* und anderen Rubiaceen mit Haken besetzt. Stirbt die Pflanze im Herbst ab, so wird sie, sich an den Pelz vorbeistreifender Tiere heftend, in Teilen oder auch als Ganzes fortgeführt (5).[1]) In der Tat haftet die Pflanze infolge der sehr zahlreichen, festen und scharfen Haftorgane ausgezeichnet, wobei es übrigens als großer Vorteil betrachtet werden muß, daß die Spitzen der Haftzellen nicht alle dieselbe Richtung haben. Daß die Haftzellen des Stengels den Kanten aufsitzen, hat den doppelten Vorteil, daß sie erstens eine gut exponierte Stellung einnehmen und zweitens sehr fest inseriert sind, da sie mit den an den Stengelkanten verlaufenden mechanischen Strängen verbunden sind.

Galium uliginosum L.

besitzt am Stengel derbe, schwach gekrümmte mit der Spitze nach abwärts gerichtete Zähne, die in ihrem Bau im wesentlichen mit denen von *Asperula aparine* übereinstimmen. Die Blätter sind frei von solchen Haftorganen.

Genau so verhält sich *Sherardia arvensis* L., nur sind in diesem Falle die Blätter mit Haftorganen versehen.

Crucianella herbacea L.

besitzt an den Blatträndern und zwar besonders zahlreich gegen die Blattspitze zu Haftorgane, deren Spitze der Blattspitze zugewendet ist. Diese scharfspitzigen Vorrichtungen haben ebenfalls ungefähr das Aussehen der bei *Asperula aparine* vorkommenden Organe. Zuweilen ist die Außenwand der betreffenden Epidermiszelle nur wenig über die Oberfläche des Blattrandes emporgewachsen, und der Haken ist dann klein. Meist aber treten kräftige stark vorspringende Haken auf. Während die Innenwand der Haftzelle, die ebenso wie die Wände der dahinter liegenden Bastzellen mit zahlreichen einfachen Tüpfeln versehen ist, ungefähr die Stärke der gewöhnlichen Bastzellwände hat oder diese nur um weniges übertrifft, erreicht die Außenwand die vier- bis fünffache Stärke; die Spitze wird vollständig massiv. Was die Struktur und chemische Beschaffenheit der Wände betrifft, so beobachtet man nach der

[1]) v. Kerner, l. c. p. 809. — Nach Kerner kommt diese Art der Verbreitung bei mehreren Rubiaceen vor. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch die im folgenden erwähnten Rubiaceen *Galium uliginosum*, *Sherardia arvensis* und *Crucianella herbacea* auf dieselbe Weise verbreitet werden.

Behandlung mit Chlorzinkjod, daß die Außenwand aus zwei ungefähr gleich starken Schichten besteht, von denen die innere hellgrau mit einem schwachen Stich ins Gelbe erscheint, während die äußere Schicht Gelbfärbung annimmt. Jede der beiden Lamellen zeigt ihrerseits eine sehr feine Schichtung. Unter dem Einfluß von konzentrierter Schwefelsäure bleibt nur die äußere cutinisierte Schicht erhalten.

Rubia tinctorum L.

Rubia tinctorum ist ebenso wie *Humulus lupulus* ebenfalls mit einzelligen kurz ausgewachsenen Haaren, die als Haftorgane fungieren, versehen. Diese Organe weichen aber insofern von den bisher besprochenen ab, als die eigentliche Haftzelle auf einem Sockel sitzt, der von Epidermiszellen und einigen darunter liegenden Zellschichten gebildet wird. Da nun der Sockel in diesen

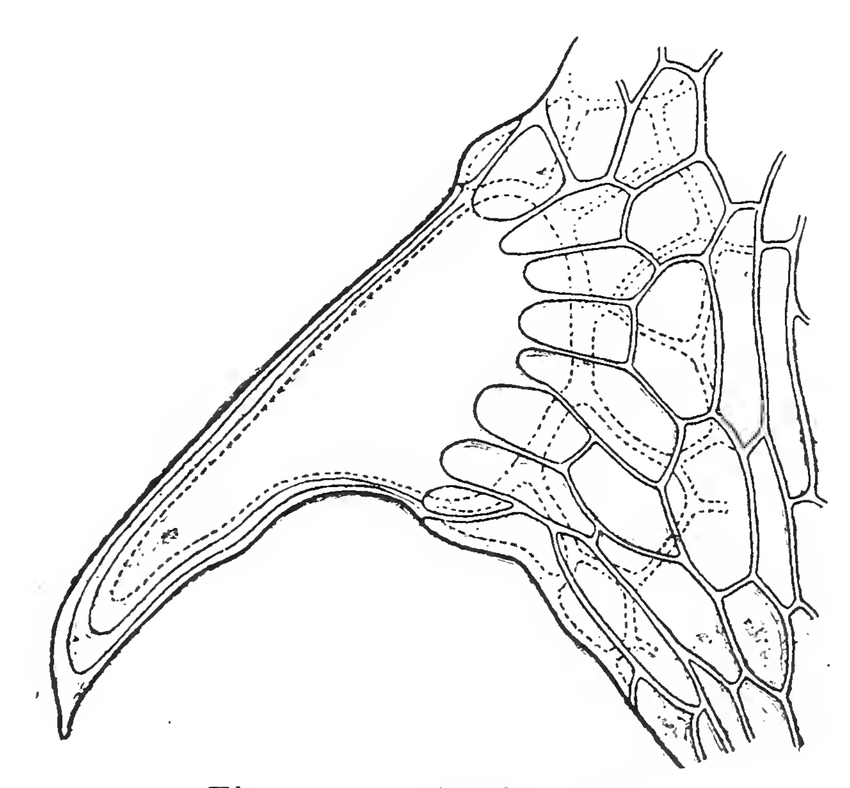


Fig. 1. *Rubia tinctorum.*
Opt. Längsschnitt durch eine Hakenzelle des Blattrandes. Vergr. 204.

Fällen einen besonders ausgeprägten Charakter erhält und sicher für die Haftfunktion von großer Bedeutung wird, so könnte man auch Sockel und Haftzelle zusammen als Haftorgan auffassen. Man hätte es dann mit einem Zellkörper, der der Haftfunktion dient, zu tun und müßte diesen Fall erst im zweiten Teil besprechen. Da aber die im zweiten Teile zu behandelnden Haftorgane ausgesprochene Emergenzen bezw. Phyllome sind, so möge die Darstellung von *Rubia* sowie auch die von *Humulus* schon hier stattfinden.

Bei *Rubia* sind die Ränder der Laubblätter und die Kanten der Stengel mit Haken ausgerüstet, die das Festhaften der Pflanze ermöglichen. Die am Blattrande stehenden hakenförmigen Organe werden von Epidermiszellen gebildet, die mit Rücksicht auf die Funktion eine besondere Ausgestaltung erfahren haben. Die betreffenden Zellen haben eine bedeutende Größe und sind haken-

förmig gebogen (Fig. 1[1]); ihre deutlich geschichteten Außenwände sind sehr stark, die Hakenspitzen sind massiv, erscheinen stark lichtbrechend und sind außerordentlich scharf. Diese hakenförmigen Zellen sitzen auf nur wenig über den Blattrand hervorragenden Sockeln. Die ganze Einrichtung ähnelt sehr einer Kralle. Die Außenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen des Blattrandes sind ebenfalls ziemlich stark, außerdem stellt der ganze Blattrand einen kräftigen Saum dar, der besonders auf der Unterseite des Blattes stark hervortritt. Die Hakenzellen stehen auf dem Saum in zwei Reihen, die Spitzen der Haken der einen Reihe sind nach der Spitze des Blattes, die der Haken der anderen Reihe nach der Blattbasis gerichtet. Die Blattspitze sowie die Blattfläche selbst ist frei von Haken.

Bei *Rubia cordifolia* L. trägt auch die Oberseite der Blätter Haken, die Spitzen derselben sind vorwiegend nach der Blattspitze gerichtet. Auf der Unterseite ist nur die Mittelrippe mit Haken besetzt.

Bei der Behandlung der Rubiablätter mit Chlorzinkjod heben sich die Haken, die sich intensiv gelb bis gelb-braun färben, deutlich von der dunkelviolett gefärbten Lamina ab. Die Haken werden von konzentrierter Schwefelsäure nicht angegriffen, sind also nicht verholzt, sondern cutinisiert. Die am Stengel sitzenden Haftorgane weichen im Bau von den soeben beschriebenen Organen nur insofern ab, als sie auf einem mehrzelligen, relativ hohen Sockel sitzen. Die Hakenorgane, deren Spitzen stengelabwärts gerichtet sind, fehlen im oberen Teil der Internodien, also unmittelbar unter den Blattansatzstellen; nach unten zu stellen sie sich dann immer zahlreicher ein. Die Sockel sitzen nur auf den mechanischen Strängen, die an den Kanten des Stengels verlaufen, sie kommen nie auf den Seitenflächen des Stengels vor. Es ist dies deshalb vorteilhaft, weil die Haken an den Kanten am günstigsten exponiert sind und ihre Sockel hier in bester Verbindung mit dem mechanischen System des Stengels stehen. Was nun den Bau der Sockel betrifft (Fig. 2), so sind diese etwa zwei- bis viermal so lang wie die Hakenzellen und haben eine ungefähr zylindrische Gestalt; nicht selten sind sie an der Basis allseitig eingeschnürt (oft noch stärker, als die Figur zeigt), jedoch können sie sich auch nach der Spitze zu verjüngen. Am Ende des Sockels sitzt dann die Hakenzelle. Die Sockel bestehen aus unregelmäßigen, mehr oder weniger großen Zellen mit nicht zu starken, einfach getüpfelten Wänden. Die Zellen enthalten einige Chlorophyllkörner. Sowohl auf Längswie auf Querschnitten durch die Sockel kann man einen zentralen Zellkomplex von dem epidermalen Mantel unterscheiden. Die Epidermis entspricht der Epidermis des Stengels, während der innere Teil des Sockels in die mechanischen Zellen, die an den Kanten des Stengels liegen, übergeht.

---

[1]) Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates entworfen.

Die Sockel stehen oft sehr dicht hintereinander; zuweilen verschmelzen sie miteinander. Die Hakenspitzen sind am Stengel stets nach abwärts gerichtet.

Auffallend ist die Tatsache, daß die am Stengel befindlichen Hakenzellen auf einem Sockel sitzen. Man könnte die Bedeutung desselben zunächst darin erblicken, daß durch ihn der Haken weiter von der Stengelachse entfernt wird und dadurch leichter Gelegenheit findet, sich einem Gegenstande anzuheften. Tatsächlich ist

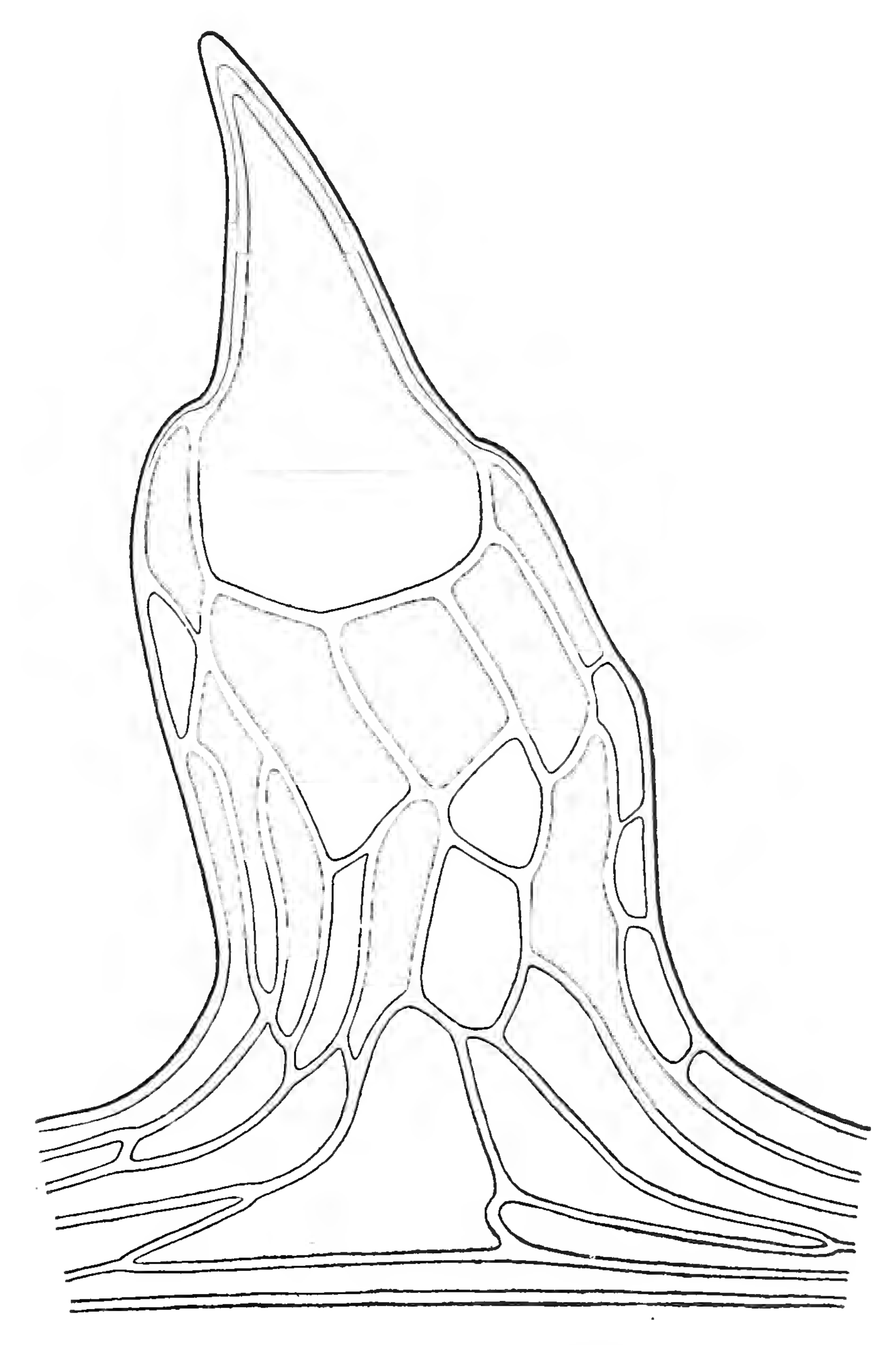


Fig. 2. *Rubia tinctorum.*
Längsschnitt durch den Sockel. Vergr. 62.

der Sockel aber doch zu klein (etwa 2 mm lang), als daß dadurch ein nennenswerter Vorteil gewonnen würde. Ich glaube vielmehr, daß die Bedeutung des Sockels in ganz anderer Richtung liegt. Es zeigt sich nämlich, daß derselbe ziemlich beweglich ist, und zwar nicht nur in der Ebene, die durch die Stengelachse geht, sondern auch nach der Seite. Diese allseitige Beweglichkeit wird sowohl durch die kreisförmige Querschnittsform und die Einschnürung an der Basis, als auch durch die nicht allzustarken Zellwände ermöglicht; letztere dürfen andererseits wegen der Inanspruchnahme

auf Zugfestigkeit nicht ganz schwach sein. Der Sockel stellt also ein Gelenk dar; die Hakenzelle sitzt, einer Kralle ähnlich, an einem Gliede, das am Stengel beweglich angebracht ist. Wird die festhaftende Pflanze durch Wind oder andere Umstände hin- und hergezerrt, so wird ein Abbrechen des Hakens durch den elastischen Sockel verhindert bezw. doch erschwert.

Die Entwickelungsstadien der Hakenzellen lassen sich an ganz jungen Blättern sehr leicht beobachten. Die Epidermiszellen, aus denen später Hakenzellen hervorgehen, zeichnen sich durch größere Zellkerne aus; sie wachsen stärker als die gewöhnlichen Epidermiszellen, wölben sich hervor und zeigen schon frühzeitig die Tendenz, sich nach einer Seite zu krümmen. So gewinnen sie bald ihre endgiltige Gestalt, indem der obere Teil unter zunehmender Wandverdickung hakenförmig wird, während die Basen sich verbreitern. Hinsichtlich der Lage des Kernes in der heranwachsenden Hakenzelle ist zu bemerken, daß er fast immer an der Basis der Zelle, jedenfalls immer im unteren Teil derselben wahrgenommen wurde und niemals an der Spitze. In weiter vorgeschrittenen Entwickelungsstadien, in denen im Plasma schon große Vakuolen sichtbar waren, war eine starke Plasmaströmung zu beobachten, die vielleicht mit dem zu dieser Zeit einsetzenden Prozeß der Wandverdickung im Zusammenhang steht.

Humulus lupulus L. (6).

Der Stengel und die Blattstiele dieser Pflanze sind mit Haftvorrichtungen versehen, die schon mehrfach beschrieben und abgebildet wurden.[1]) Am Stengel sitzen die großen zweiarmigen Hakenzellen an den hervorspringenden Kanten, die durch mechanische Gewebe ausgesteift sind, und zwar sind sie mit ihrem fast kugeligen Bulbus in ziemlich lange und schmale leistenförmige Zellkomplexe eingelassen (Fig. 3). Die beiden zum größten Teil massiven Haken liegen in der Medianebene der Stengelachse und schließen mit letzterer einen spitzen, nach unten offenen Winkel ein. Die ganze Vorrichtung hat die Gestalt eines zweiarmigen Hebels, dessen unterer Arm vom Stengel absteht, wogegen der obere der Leiste aufliegt.[2]) Die Leiste, welche die Haken trägt, besteht aus langgestreckten Zellen mit mäßig verdickten Wänden und schwach kollenchymatischem Charakter. Die Zellen, welche unmittelbar an das Lumen der großen Haftzelle grenzen, sind jedoch kurz. Die Wand der Haftzelle ist besonders dort, wo sie frei nach außen grenzt, sehr stark. Man unterscheidet an der Hakenwand eine bläulich erscheinende Innenlamelle, auf die mehrere hellgelbe Schichten folgen. Außen ist die Wand von einer starken Cuticula bedeckt. Die Hakenwand färbt sich mit Chlorzinkjod gelb. Die Außenfläche der Haftzelle ist entweder glatt oder mit sehr flachen Wärzchen

---

[1]) Vgl. Haberlandt, l. c. p. 187.

[2]) Bei dem in Fig. 3 abgebildeten Präparat hat sich der obere Hebelarm infolge des später zu erwähnenden Spannungszustandes ein wenig unter die Zellen der Leiste geschoben.

bedeckt, die in der Flächenansicht langgestreckt elliptische Form zeigen und heller sind als ihre Umgebung.

Die an den Blattstielen sitzenden Haftorgane sind ebenso gebaut, wie die eben besprochenen, nur sitzen sie hier meistens nicht auf langgestreckten Leisten, sondern auf Sockeln (6).[1]) Diese Sockel, die in den allermeisten Fällen nur eine mäßige Höhe erreichen, bestehen aus parenchymatischen, chlorophyllhaltigen Zellen mit nicht allzu starken Wänden. Im wesentlichen haben sie den Bau der Sockel von *Rubia tinctorum*.

Auf den Unterseiten der Laubblätter stehen auf der Blattrippe ebenfalls hakige Organe auf Sockeln, zuweilen auch auf Leisten,

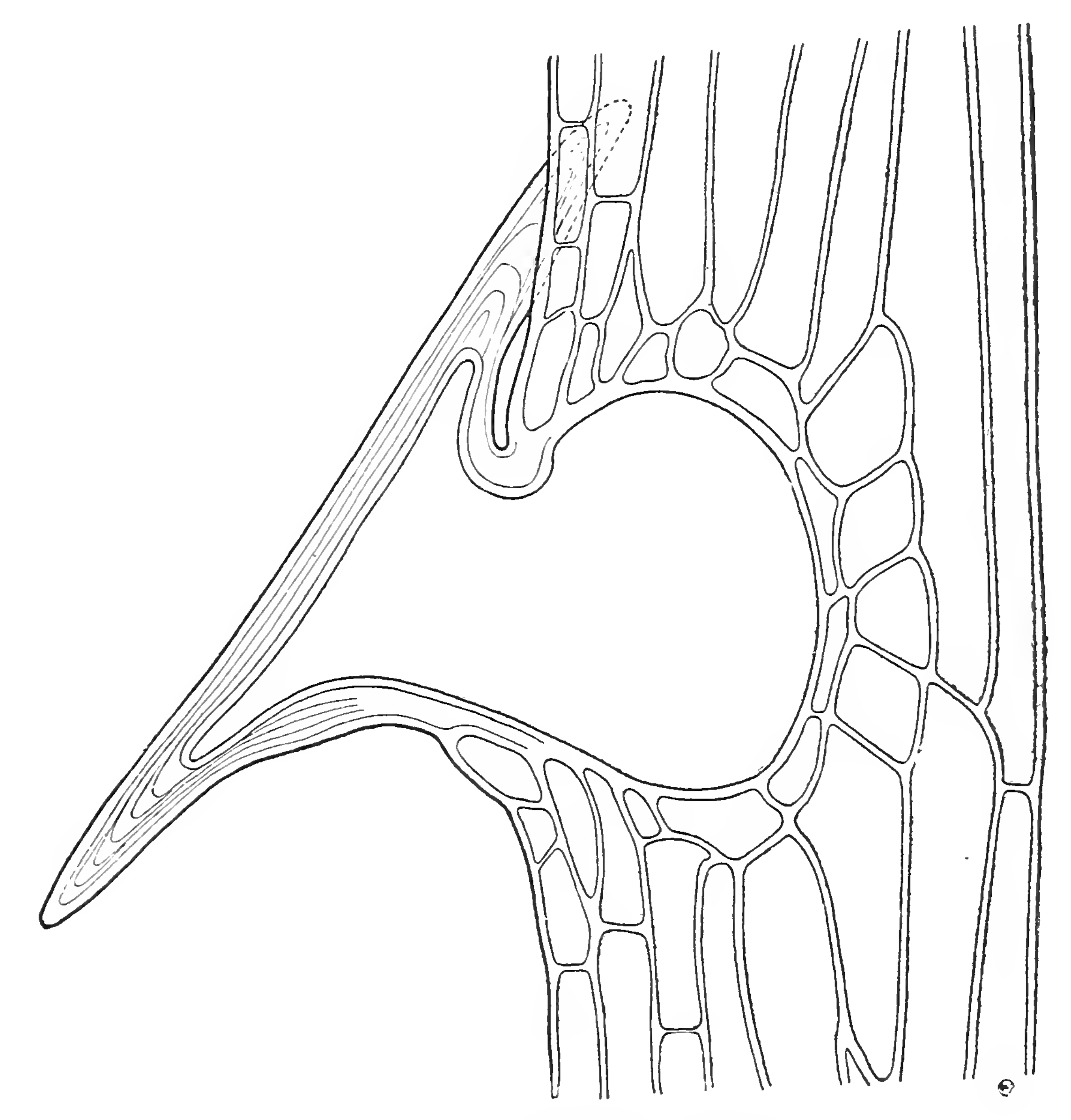


Fig. 3. *Humulus lupulus*.
Längsschnitt durch ein Haftorgan des Stengels. Vergr. 110.

die aber nicht zweiarmig sind. Die betreffenden Zellen senden vielmehr nur einen Fortsatz aus. Übrigens weichen diese Organe hinsichtlich ihres Baues voneinander ab. Es finden sich alle Übergänge von kurzen, kräftigen, schwach gekrümmten Hakenzellen mit ziemlich starken Wänden bis zu langen, dünnen, schwachwandigen Haargebilden. Die Spitzen aller dieser Trichome sind, zuweilen in wenig ausgeprägter Weise, nach der Blattspitze gerichtet.

Bei oberflächlicher Betrachtung eines Humulus-Stengels glaubt man, daß der Stengel mit der Spitze nach unten gerichtete Borsten

[1]) Haberlandt, l. c. p. 187.

trage, so dicht liegt der obere Hebelarm der Leiste an. Fährt man mit der Hand von oben nach unten über den Stengel hinweg, so hat man nur das Gefühl von kleinen Unebenheiten des Stengels; in umgekehrter Richtung hingegen verspürt man einen sehr großen Widerstand, es gelingt kaum, den Stengel in diesem Sinne durch die Hand zu ziehen. Bei Anwendung von größerer Gewalt brechen dann die Haftorgane ab.

Es fragt sich nun, zu welchem Zweck die Zelle, der die Haftfunktion übertragen wurde, doppelarmig konstruiert ist. Zunächst ist es sehr vorteilhaft, daß der untere Hebelarm vom Stengel absteht und der obere glatt anliegt, denn wäre es umgekehrt, so würde die ganze Vorrichtung nicht nur nutzlos, sondern schädlich sein, indem dann der obere abstehende Arm sich beim Aufwärtswachsen des Stengels gegen Widerstände aufstemmen würde. Für das Einhaken bezw. Aufstützen kommt nur der untere Zellarm in Betracht; aber auch der obere ist nicht bedeutungslos. Er stellt eine Arretiervorrichtung dar, die verhindert, daß der untere Zellarm übergebogen wird und dadurch von der Stütze abgleitet. Wichtig für diese Funktion ist, daß die Längsachse des zweiarmigen Hebels und die des Stengels in einer Ebene liegen; denn würden die beiden Achsen schief zu einander stehen, so könnte der obere Hebelarm nie als Arretiervorrichtung und Stütze wirksam sein.

Die Sockel und Leisten stellen wahrscheinlich wie die Sockel von *Rubia* elastische Polster oder Gelenke dar. Es fragt sich noch, warum die Haftorgane am Stengel auf Leisten, an den Blattstielen dagegen hauptsächlich auf Sockeln sitzen. Dies hängt vielleicht damit zusammen, daß die Haftorgane des Stengels im Gegensatz zu denen des Blattstieles ausschließlich in der Richtung der Stengelachse in Anspruch genommen werden. Infolgedessen sind die Sockel am Stengel in dieser Richtung gestreckt, d. h. also zu langgestreckten Leisten umgewandelt, wodurch ihre Biegungsfestigkeit erhöht wird. Ähnliches findet sich bekanntlich bei den Dornen kletternder Rosen. Bei den Haftorganen der von der Achse schräg abstehenden Blattstiele ist die Richtung der Inanspruchnahme eine viel unbestimmtere, und aus diesem Grunde auch die allseits gleiche Biegungsfestigkeit der Sockel verständlich. Damit hängt wohl auch zusammen, daß hier die Doppelhaken nur wenig gegen die Achse geneigt sind, so daß beide Spitzen als Haftorgane in Betracht kommen, und die Funktion des einen Armes als Arretiervorrichtung in den Hintergrund tritt.

An noch nicht ganz ausgewachsenen Internodien kann man beobachten, daß die zweiarmige Hakenvorrichtung der Stengel beweglich ist. Es läßt sich mit einer Nadel der untere Hebelarm niederdrücken; hebt man aber den Druck auf, so kehrt er sofort in die ursprüngliche Stellung zurück. Bei älteren Organen geht diese Beweglichkeit verloren; versucht man hier, den abstehenden Arm herabzudrücken, so bricht er bei stärkerem Drucke ab.

Diese Beweglichkeit des Hebels sowie das Bestreben, in der Normalstellung zu verharren, ist für die jungen wachsenden Sprosse sicher vorteilhaft; denn erstens brechen dadurch die Haare weniger

leicht ab und zweitens werden Haare, die beim Passieren eines Widerstandes herabgebogen werden, niemals in dieser für das Weiterwachsen ungünstigen Stellung verbleiben.

Die auf den Blattrippen stehenden Haare kommen als Haftorgane wahrscheinlich garnicht oder doch nur in ganz untergeordnetem Maße in Betracht.

Die Entwickelungsgeschichte der Haftorgane von *Humulus* habe ich nicht genauer untersucht. Nur soviel mag hier angeführt werden, daß die betreffenden Zellen sehr früh mit der Bildung des doppelarmigen Teiles beginnen. In ganz jungen Entwickelungsstadien steht der Hebel parallel zur Stengelachse. Da die Arme zu dieser Zeit verhältnismäßig sehr lang sind, die Internodien aber noch kein Streckungswachstum erfahren haben, so überdecken sich die Fortsätze benachbarter Haftorgane ganz oder teilweise. Erst später werden sie durch das Streckungswachstum des Internodiums voneinander getrennt, dann nehmen sie unter zunehmender Wandverdickung ihre schiefe Stellung zum Stengel und den Spannungszustand an.

Galium rotundifolium L.

An der Fruchtwand dieser Pflanze sind zahlreiche Epidermiszellen zu im Verhältnis zur Dicke der Fruchtwand sehr langen, an der Spitze halbkreisförmig gebogenen, spitz endigenden Haftorganen ausgewachsen. Am Grunde der Hakenhaare befindet sich eine von den angrenzenden Epidermiszellen gebildete Rosette, die oft als ein schwacher Sockel hervorragt. Die Wände der Haftzellen sind nicht sehr stark; man unterscheidet an ihnen eine innenliegende sehr dünne Zelluloselamelle, darüber eine bedeutend stärkere, ziemlich deutlich geschichtete cutinisierte Lamelle. Ganz außen liegt eine deutlich markierte glatte Cuticula, die dort, wo sie die übrigen Epidermiswände überzieht, mit Wärzchen bedeckt ist. — Die Früchte haften sehr gut.

Galium boreale L.

besitzt an der Fruchtwand Haftorgane, die nach demselben Prinzip gebaut sind. Die guthaftenden Früchte erhalten durch diese Haftzellen einen seidenartigen Überzug.

Die Hakenhaare dieser Pflanze unterscheiden sich von den bei *G. rotundifolium* vorkommenden dadurch, daß sie bedeutend kleiner sind, ihre Spitze nicht so weit umgebogen ist und die Wand eine viel größere Stärke besitzt. Die kurzen gedrungenen Hakenzellen sitzen mit breiter Basis auf. Die Wand besteht aus zwei ungefähr gleich starken Schichten, von denen die innenliegende nach der Behandlung des Präparates mit Chlorzinkjod weißlich bis schwach bläulich erscheint, während die äußere intensiv gelb wird.

Sämtliche Haken sind mit ihren Spitzen genau nach aufwärts gerichtet, d. h. von der Fruchtbasis hinweg gekrümmt.

Asperula odorata L.

An der Frucht dieser Pflanze finden sich Hakenhaare, die denen von *Galium* sehr ähneln. Die Krümmung des Hakens ist nicht so charakteristisch wie bei *Galium rotundifolium,* auch ist die Spitze nicht sehr scharf. Die Wände haben eine bedeutende Stärke und sind viel kräftiger als bei jenen Zellen, welche die Haarbasis umgeben. Man beobachtet daher, wenn man an einem nicht zu dünnen Schnitt durch die Fruchtwand die Hakenzelle mit einer Nadel bewegt, daß sich das Haar selbst so gut wie gar nicht biegt, sondern als Ganzes nach der Art eines einarmigen Hebels an der Ansatzstelle sich bewegen läßt.

Interessant ist es, daß etwa das oberste Drittel der Hakenzelle zahlreiche Membrankappen in kleinen Abständen voneinander enthält. Man könnte meinen, daß diese Membranen für die Haftfunktion von Bedeutung sind, indem sie die röhrenförmige Hakenzelle aussteifen. Doch sind sie im Verhältnis zu den dicken Außenwänden viel zu zart, als daß ihnen eine mechanische Bedeutung zukommen könnte.

Wie die Chlorzinkjod-Reaktion erkennen läßt, besteht die innerste dünne Lamelle aus Zellulose, der übrige Teil der geschichteten Wand ist cutinisiert.

Die Früchte von *A. odorata,* die, wie überall in ähnlichen Fällen, im Reifezustand nur noch in losem Verband mit der Mutterpflanze stehen, werden bei der Berührung mit Kleidungsstücken usw. leicht von der Pflanze abgestreift und haften sehr gut.

In jungen Stadien der Entwickelung sind die frühzeitig angelegten Haftzellen im Verhältnis zur Frucht außerordentlich groß. Die jungen Hakenzellen sind dann nur wenig und fast gleichmäßig gekrümmt, der Kern liegt wandständig, ungefähr in der Mitte der Zelle. Schon in diesem Entwickelungszustande beobachtet man, daß in der Spitze die oben erwähnten Zellulosekappen sich bilden.

Parietaria officinalis L. (1)[1]

Auf dem Rücken der die Blüte umgebenden Deckblätter dieser Pflanze sitzen besonders im oberen Teile gekrümmte Haftorgane, die schräg nach rückwärts ragen (Fig. 4). Die Basis dieser Hakenzellen ist klein; die Wände sind mittelstark, sie nehmen im oberen Teil an Stärke zu. Der Haken ist gut ausgebildet und endet mit einer sehr scharfen, massiven Spitze. Im oberen Teile der Haftzelle erkennt man eine deutliche Schichtung der Wand. Nach der Behandlung mit Chlorzinkjod bemerkt man, daß nur die äußersten Schichten, auch in der massiven Spitze, gelb gefärbt sind, während alles Übrige, also der größte Teil der Wand, sich violett färbt; doch sind die violetten Partien gegen die gelben nicht scharf abgesetzt. Bei der Einwirkung von konzentrierter

[1]) Hildebrand, l. c. p. 902.

Schwefelsäure behalten die Haftorgane, zumal im oberen Teile, ihre Form. An der Spitze selbst bleibt außer der Cuticula auch die schon an ungefärbten Objekten bemerkbare äußerste, nicht allzustarke Lamelle erhalten.

Circaea mollis Sieb. et Zucc. (1)[1])

besitzt an der Frucht ähnliche Haftvorrichtungen, die sich von denen von *Parietaria* in einigen Punkten unterscheiden. Es schließt nämlich die Haftzelle nicht mit scharfer Spitze, sondern



Fig. 4. *Parietaria officinalis.* Vergr. 220.

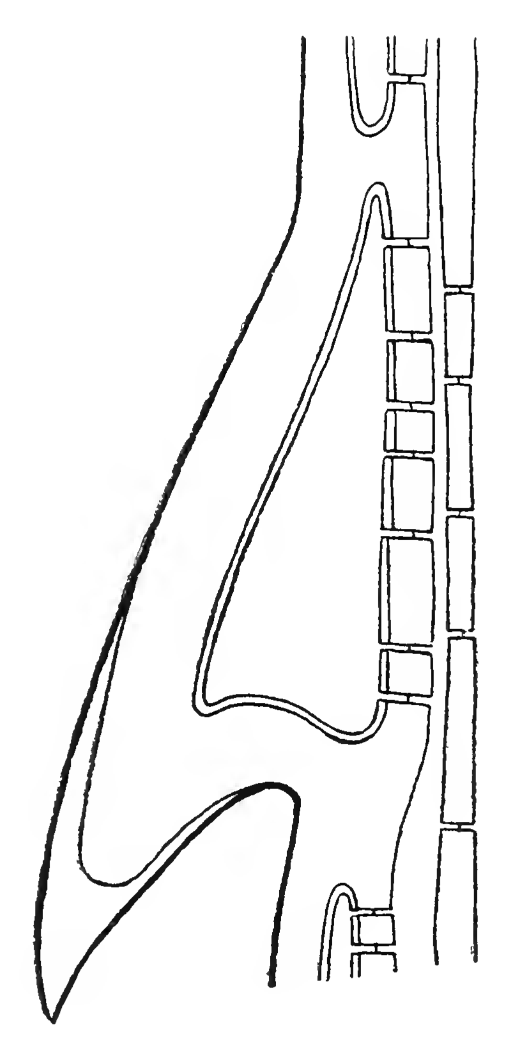


Fig. 5. *Panicum verticillatum.* Vergr. 600.

mit abgerundetem Ende, und es befindet sich am stumpfen Ende ein kleiner Zipfel. Außerdem besteht die Wandung aus zwei scharf voneinander getrennten Schichten, die schon ohne Zusatz von Farbstoffen zu erkennen sind. Jede der beiden Lamellen zeigt ihrerseits eine sehr feine Schichtung. Die innere stärkere Schicht färbt sich mit Chlorzinkjod grau, die äußere gelb. Letztere bleibt bei Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure erhalten.

Wie bei *Galium boreale,* so gehen auch hier die Medianebenen aller Haken durch die Längsachse der Frucht, jedoch sind in diesem Fall die Hakenspitzen der Ansatzstelle der Frucht zugekehrt.

---

[1]) Vergl. *Circaea lutetiana*, Hildebrand, l. c. p. 902.

Panicum verticillatum L.

besitzt, wie es bei Gräsern nicht selten ist (4), an den Infloreszenzachsen und an den Spelzen sehr kleine, außerordentlich zahlreiche und sehr spitze Haftorgane, die dem Typus der Haftorgane der Rubiaceen *Asperula aparine, Crucianella herbacea* u. a. sehr ähnlich sind. Die Spitzen sind abwärts gerichtet. Die Haftorgane, deren Basis oval ist, sind in den allermeisten Fällen gerade, selten zeigen sie eine schwach bogenförmige Krümmung (Fig. 5). Die Innenwände besitzen zahlreiche einfache Tüpfel, die Außenwände sind sehr stark, die Spitze ist massiv. Abgesehen von der innen liegenden, sehr dünnen, schwach bläulichen Lamelle erscheint der übrige sehr starke Teil der Wand weißlich und weist eine sehr feine Schichtung auf. Die Hakenspitze ist mit einer scharfspitzigen Kappe bedeckt, die im Gegensatz zu allen übrigen Teilen der Haftzelle in konzentrierter Schwefelsäure erhalten bleibt. Sie ist, wie die Reaktionen lehren, nicht verkieselt, sondern cutinisiert.

Die Infloreszenzen dieser Pflanzen haften z. B. an rauhen Stoffen außerordentlich fest.

b) Mehrzellige Trichome.

Auch mehrzellige Trichome können so gebaut sein, daß sie der Haftfunktion dienen. Untersucht habe ich solche Organe bei *Thladiantha dubia, Apios tuberosa, Desmodium canadense* und *Aristolochia angustifolia.*

Die Haftorgane von *Apios tuberosa* stellen sehr kurze Zellreihen dar und ähneln in ihrer Gestalt den einzelligen Haftorganen von *Asperula aparine* u. a. Die Haftvorrichtungen der übrigen genannten Pflanzen sind lang und erinnern in ihrer Form an die Haftzellen von *Galium rotundifolium* u. a. Im Ganzen kommen bei den mehrzelligen Hafthaaren dieselben Bauprinzipien zur Anwendung wie bei den einzelligen Trichomen (vgl. S. 5).

Thladiantha dubia Bunge.

Am Stengel, an den Ranken und auf der Unterseite der Laubblätter (ganz vereinzelt auch auf deren Oberseite) dieser Kletterpflanze kommen, aus einer Reihe von Zellen bestehende, sehr kleine Klimmhaare in großer Anzahl vor. In ihrer Gesamtform erinnern diese Klimmhaare an die Haftzellen von *Parietaria.* Sie bestehen aus drei bis vier basalen kurzen Zellen, darauf folgt eine lange, schwach gebogene Zelle und schließlich eine U-förmig gebogene, sehr scharf zugespitzte kurze Hakenzelle (Fig. 6). Die Wände sind nicht sehr stark; auffallend ist die Wandverdickung an der Ansatzstelle der eigentlichen Hakenzelle.

Mit Chlorzinkjod färben sich die Wände der beiden oberen Zellen gelb, die der kurzen basalen Zellen undeutlich hell-gelb. Bei der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure bleiben die Wände der eigentlichen Hakenzelle und der anschließenden langen

Zelle erhalten, von den übrigen Zellen bleibt nur die allerdings ziemlich starke Cuticula unversehrt.

Apios tuberosa Moench (6).[1])

Am Stengel dieser Pflanze stehen zahlreiche außerordentlich kleine Haftorgane, deren Spitze regelmäßig nach abwärts gerichtet ist. Diese Haftorgane unterscheiden sich dadurch von den bei *Asperula aparine* u. a. vorkommenden Organen, daß sie von vier Zellen gebildet werden. Außer der eigentlichen Hakenzelle bestehen sie noch aus zwei ganz flachen Zellen und einer basalen

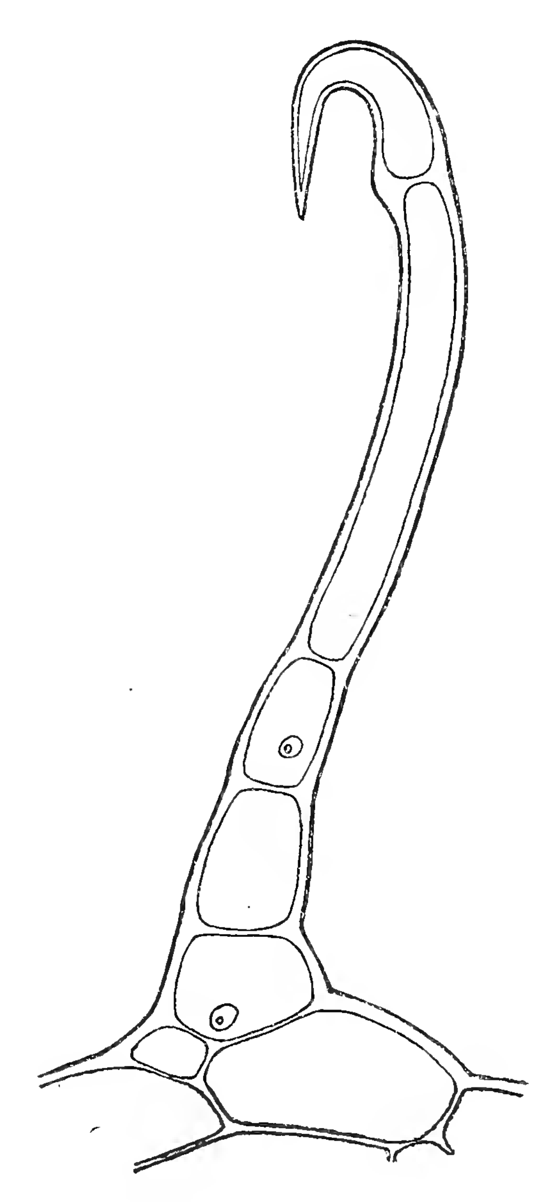


Fig. 6. *Thladiantha dubia.* Vergr. 198.

breiteren Zelle. Diese vier Zellen sind nur durch Zellulose-Wände voneinander getrennt. Das Eigentümliche an diesen Haftvorrichtungen besteht nun darin, daß die drei untersten, etwa ovalförmigen Zellen von einem dicken, sehr stark cutinisierten Ring umschlossen werden. Auf Längsschnitten durch das Haftorgan, sowohl in der Medianebene, als auch senkrecht zu derselben, sieht man nämlich, daß die drei Basiszellen auf jeder Seite von einer gelblichen, stark lichtbrechenden Masse begrenzt werden, welche sechs Zipfel besitzt (Fig. 7). Je einer dieser Fortsätze geht in die Cuticula der Haftzelle, ein anderer in die cutiniserte Schicht der Außenwände

---

[1]) Vgl. Haberlandt, l. c. p. 186.

der angrenzenden Epidermiszellen über. Je drei ragen in die dünnen Querwände, die die basalen Zellen voneinander trennen, und der letzte drängt sich in die antikline Zellwand ein, welche die unterste Basiszelle von den angrenzenden Epidermiszellen trennt. Dieser letzte Zipfel ist sehr kräftig, zuweilen sehr lang und immer etwas gekrümmt, so daß er einem Teil der Krümmung des Lumens der Basiszelle ungefähr parallel läuft. In Wirklichkeit sind diese Zipfel ringförmige Leisten, die einem festen Ringe aufsitzen. Die sonderbare Beschaffenheit der Basis dieser Haftorgane erkennt man in ungefärbtem Zustande sehr schwer. Nach der Behandlung mit Chlorzinkjod färben sich die stark glänzenden Wandpartien, also der Ring mit den Leisten, zunächst gelb-braun,

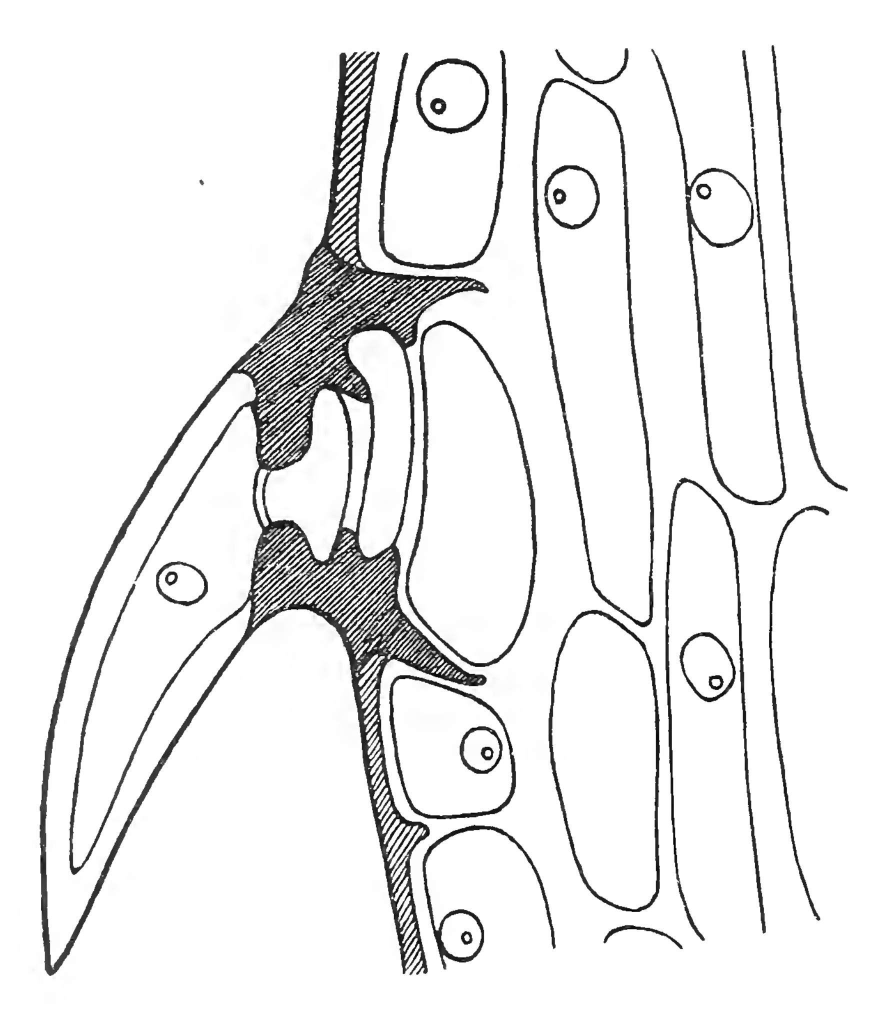


Fig. 7. *Apios tuberosa.* Längsschnitt durch ein Haftorgan des Stengels. Vergr. 450.

bei längerem Einwirken schließlich dunkel-rot-braun, so daß man jetzt deutlich die Zipfel von den umgebenden Zellulosepartien sich abheben sieht. Die ziemlich starke Wand der eigentlichen Haftzelle besteht nur aus Zellulose, sie ist von einer starken, nach der Färbung mit Chlorzinkjod deutlich braun erscheinenden Cuticula abgegrenzt. Die Außenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen sind kräftig und bestehen aus zwei angefähr gleichstarkenSchichten, von denen die äußere schwach cutinisiert ist.

Ein genaues Bild von der Beschaffenheit der Basis der Haftorgane erhält man, wenn man Quer- oder Längsschnitte durch den Stengel der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure aussetzt. Es bleiben dann der stark cutinisierte Ring mit seinen Anhängen, die äußere Schicht der Epidermiszellenaußenwände und von der eigent-

lichen Haftzelle nur die Cuticula erhalten. Beobachtet man den isolierten Ring von oben oder unten, so sieht man, daß er oval oder fast kreisrund ist und von der kutinisierten Schicht der angrenzenden Epidermiszellen eingeschlossen wird. An dem Ring kann man bei verschiedener Einstellung die einzelnen vorspringenden ringförmigen Leisten erkennen.

Worin die Bedeutung dieses stark cutinisierten Ringes mit den Leisten besteht, ist im einzelnen schwer zu sagen; sicher ist aber, daß durch ihn eine sehr feste Verbindung zwischen Haken

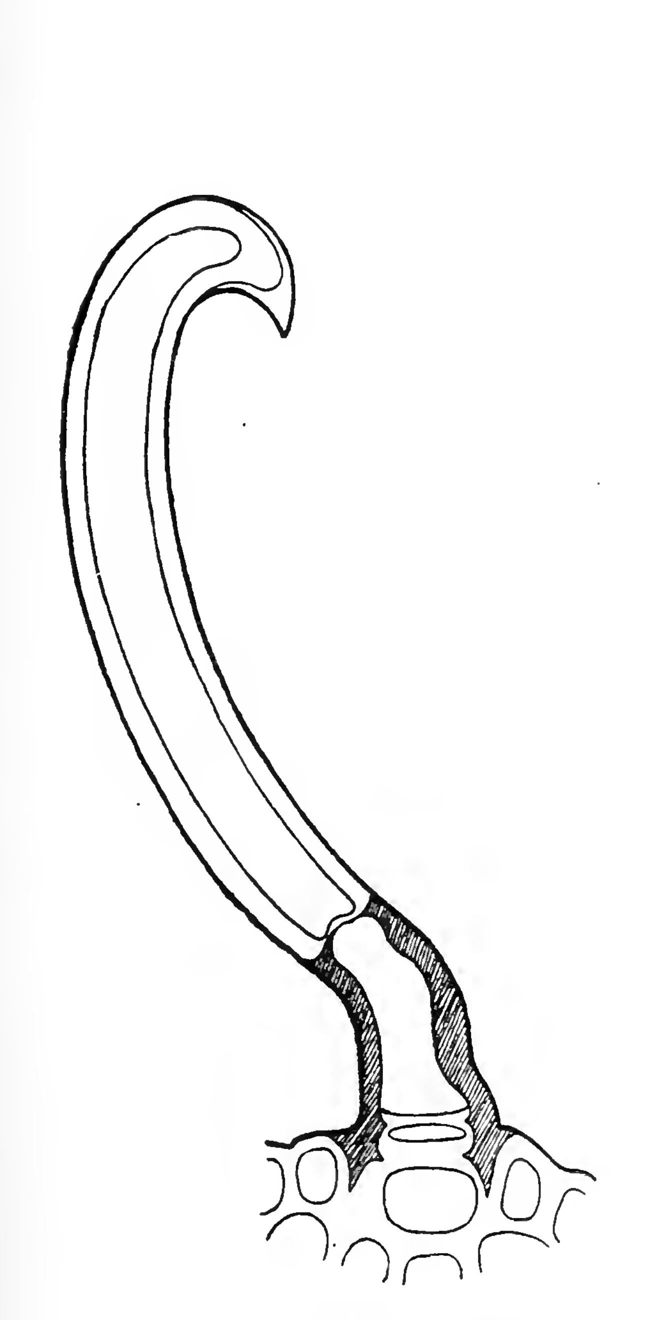


Fig. 8. *Desmodium canadense.*

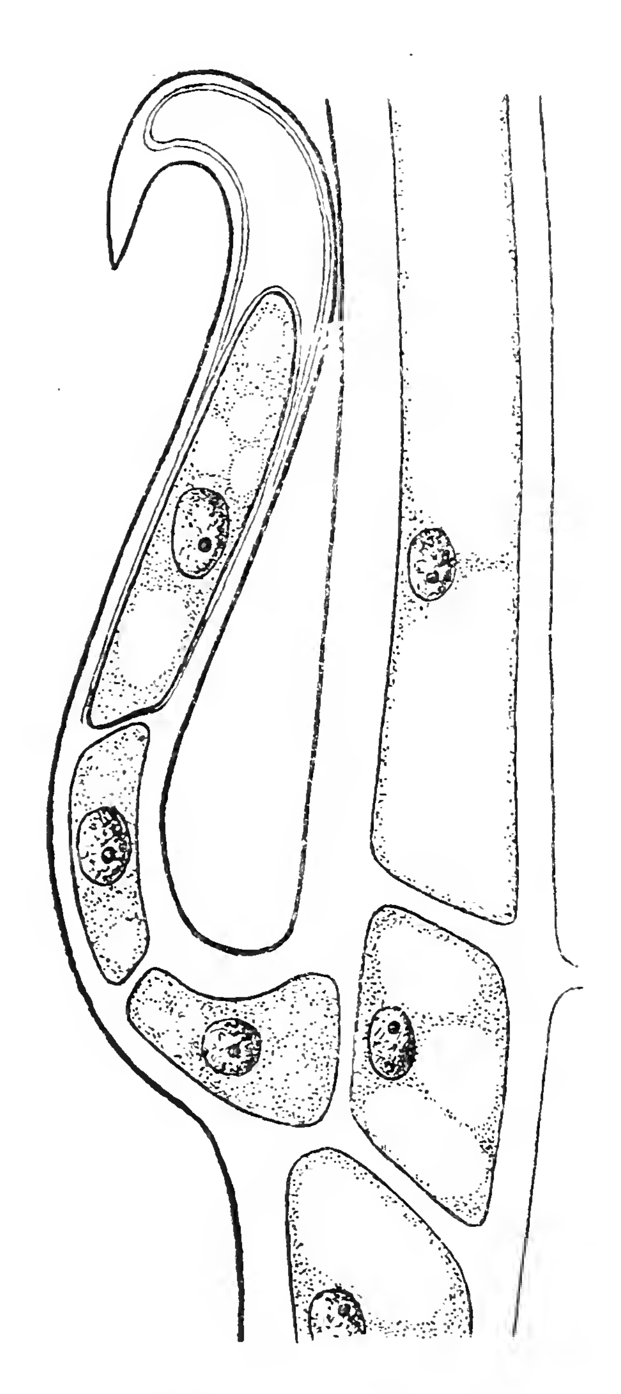


Fig. 9. *Aristolochia angustifolia.* Vergr. 600.

und Epidermis hergestellt wird. Besonders die nach innen vorspringende Leiste verankert das Haar und verhindert dessen Losreißen.

Desmodium canadense L. (1).[1])

besitzt an der Frucht Haftorgane, die aus vier Zellen bestehen. Die Basis wird von zwei nicht über die Oberfläche der Frucht

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 904.

hervorragenden Zellen gebildet, einer rundlichen und einer darüber liegenden ganz flachen Zelle. Über die Epidermis emporragend schließen sich an die kurze Zelle eine längere, etwas gekrümmte und eine noch etwa fünfmal so lange Zelle, die ebenfalls schwach gekrümmt und außerdem am Ende hakig gebogen ist. Die Konkavität der Schlußzelle ist der Hakenspitze zugekehrt. Da die Krümmungen der beiden langen Zellen nach entgegengesetzten Seiten gerichtet sind, so erhält das Haar die Form eines S, dessen unterer Bogen schwach ausgebildet ist (Fig. 8). An der Basis der Hafthaare von *Desmodium* bemerkt man ähnliche Verhältnisse wie bei *Apios tuberosa.* Es liegt auch hier ein cutinisierter Ring vor, der mit ringförmigen Leisten ausgestattet ist; der Unterschied besteht nur darin, daß die oberste der drei basalen Zellen ein beträchtliches Längenwachstum erfahren hat, so daß der cutinisierte Ring zu einem dickwandigen, etwas gebogenen, stark cutinisierten Zylinder umgestaltet ist. Die lange mit dem Haken endigende Schlußzelle ist ebenfalls starkwandig; die Hakenspitze ist massiv und mit einer sehr spitz auslaufenden, stark lichtbrechenden Kappe versehen. Die Wände des Hafthaares sind sehr fein geschichtet; Chlorzinkjod färbt die Wand der eigentlichen Hakenzelle hell-grau, die Kappe bleibt ganz farblos und hebt sich infolgedessen deutlich ab. Im unteren Teil des Haftorganes färbt sich der oben besprochene dickwandige Zylinder mit den Leisten intensiv gelb-braun; dieser stark cutinisierte Teil bleibt in konzentrierter Schwefelsäure erhalten, während von der obersten Zelle nur die starke Cuticula und die massive Spitze nicht aufgelöst wird. Die Kappe ist anscheinend verkieselt.

Die Früchte, die durch die Bekleidung mit den Hakenhaaren ein schwach seidenartiges Aussehen erhalten, haften sehr gut. Was die Größe der Haftorgane betrifft, so ist zu bemerken, daß ihre Länge die Stärke der Fruchtwand übertrifft; doch kommen in der Größe der Hakenorgane bedeutende Unterschiede vor. Die Medianebenen der zahlreichen Haken jeder Frucht lassen in ihrer Orientierung keine Regelmäßigkeit erkennen.

Aristolochia angustifolia.

Am Stengel dieser Pflanze stehen allseitig zahlreiche sehr kleine Klimmhaare, welche aus drei Zellen bestehen. Außer diesen kommen am Stengel noch vier- bis fünfzellige gerade Haare von etwa zehnfacher Länge vor. Die Klimmhaare (Fig. 9) sind schwach S-förmig gebogen, die Medianebene des Hakens geht immer durch die Stengelachse; außerdem ist das Haar gleich an der Austrittsstelle aus der Epidermis rechtwinkelig aufwärts gebogen, so daß es im obersten Teil dem Stengel anliegt. Die Hakenspitze ist stets abwärts gerichtet. Das Haar besteht aus zwei kurzen Zellen und einer langen Endzelle, die zugleich den spitzen, vortrefflich ausgebildeten Haken trägt. Die Wände der Zellen des Haftorganes sind ebenso wie die Außenwände der Epidermiszellen des Stengels ziemlich stark. Das oberste Drittel der eigentlichen Haftzelle ist

massiv. Die natürliche Farbe der Wände ist, abgesehen von einer dünnen innersten, schwach-bläulich erscheinenden Lamelle weißglänzend, besonders die spitz endigende Kappe zeichnet sich dadurch aus. Das Innere des massiven Teiles der Hakenzelle ist nicht homogen sondern macht einen körnigen Eindruck.

Chlorzinkjod, welches bei diesem Objekt nur sehr schwer einwirkt, färbt die Wände aller drei Zellen, ebenso die Außenwand der Epidermiszellen gelb, später gelb-braun. Im massiven Teil, abgesehen von der Spitze, kann man jetzt dunkle Körnchen, die bei gewisser Einstellung stark lichtbrechend erscheinen, erkennen. Trotz der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure bleibt das Klimmhaar erhalten. Die farblose homogene Spitze ist verkieselt.

Die Pflanze vermag sich an rauhen Gegenständen sehr gut festzuhalten.

Nach Solereder (7)[1]) finden sich bei *Aristolochia tomentosa* ähnliche Klimmhaare vor. Jedoch liegen diese „Klammerhaare" seinen Angaben zufolge nicht dem Stengel an, sondern stehen schräg aufwärts von ihm ab.

2. Emergenzen und Phyllome.

Es sollen jetzt diejenigen Haftorgane zur Besprechung gelangen, die aus größeren Gewebekomplexen bestehen und zu den Emergenzen zu zählen sind oder metamorphosierte Blattgebilde darstellen. Sie erfüllen ihre Aufgabe in zweierlei Weise. Entweder ist ein säulenförmiger Zellkomplex vorhanden, der sich gegen die Spitze verjüngt und daselbst hakenförmig umgebogen ist; oder es dient die Emergenz der Haftfunktion indirekt, indem sie einen Schaft darstellt, an dem Unebenheiten, Widerhaken usw. sitzen. In beiden Fällen wird es nötig sein, daß diese Zellkomplexe eine gewisse Festigkeit besitzen; in erster Linie müssen sie der Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit Genüge leisten. Außerdem ist es notwendig, daß der betreffende Zellkörper mit dem Gewebe, dem er aufsitzt, also z. B. der Fruchtwand, fest verbunden ist, was, wie wir sehen werden, in den einzelnen Fällen auf verschiedene, aber fast immer auf sehr vollkommene Weise erreicht wird.

Es ist klar, daß ebenso wie bei den der Haftfunktion dienenden Haaren zur Erzielung der Festigkeit die Ausbildung kräftiger Zellwände notwendig ist, so auch bei den Emergenzen zu demselben Zwecke das mechanische System besonders gut entwickelt sein muß. Doch auch andere Gewebesysteme finden sich mehr oder weniger gut ausgebildet vor, so das Assimilationssystem und das Leitungssystem, was auch sehr leicht erklärlich ist, da solche große Zellkörper die zu ihrem Aufbau nötigen Stoffe entweder selbst durch Assimilation gewinnen oder zugeleitet erhalten müssen. Ferner sind diese Haftvorrichtungen, morphologisch betrachtet, häufig Gebilde, die sich von Pflanzenorganen ableiten lassen, welche

---

[1]) Solereder, l. c. p. 773.

Assimilationssystem und Leitungssystem besitzen, z. B. von Blättern und Griffeln. Diese Gewebesysteme sind dann auch in den Haftorganen noch vorhanden, wenn auch meist in einer zugunsten der Ausbildung des mechanischen Systems rückgebildeten Form.

a) hakig gebogene Formen.

Was die erste Gruppe der als Haftorgane fungierenden Gewebekomplexe betrifft, so bestehen diese im wesentlichen aus einem Bündel prosenchymatischer, dickwandiger Zellen, welches am Ende hakenförmig umgebogen ist und in eine mehr oder weniger scharfe Spitze ausläuft. Zuweilen kann die Krümmung sehr gering sein, auch kommen Stereidenbündel vor, die nur kurze zackige, unregelmäßige Gestalt haben, so daß man in solchen Fällen von typischen Hakenorganen nicht mehr sprechen kann.

Lappa major Gaertn., *L. tomentosa* Lam. (1[1]), 3[2]), 6[3]).

Die Blütenstände von *Lappa* sind durch zahlreiche schräg nach oben gerichtete Hüllkelchblätter (Hochblätter) mit hakenförmig gekrümmter Spitze nach außen abgeschlossen. Die Medianebenen der Haken gehen alle durch die Achse des Blütenstandes, die Hakenspitzen sind dem apikalen Achsenende zugekehrt. Mit Rücksicht auf die Haftfunktion haben diese Hochblätter sowohl hinsichtlich der äußeren Form als auch des inneren Baues bedeutende Umwandlungen erfahren. Die Blätter sitzen mit breiter Basis auf und werden nach oben hin schmäler; ihr Querschnitt hat an der Ansatzstelle die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit großer Basis und geringer Höhe. Die Basis des Dreiecks stellt die Blattoberseite dar, die Teile, die von den Schenkeln der Basiswinkel eingeschlossen sind, sind die Reste der Lamina. Im Innern befindet sich ein Komplex von mechanischen Elementen und zwar von langgestreckten, auf dem Querschnitt polygonal erscheinenden Zellen mit stark verdickten und verholzten Wänden. Dieser mechanische Strang hat auf dem Querschnitt ebenfalls die Gestalt eines Dreiecks und behält dieselbe nach oben hin ungefähr bei, bis er nach der Spitze zu schließlich in Kreisform übergeht. Drei Gefäßbündel durchziehen das Blatt, eines liegt in der Mitte und je eines in den beiden Teilen der Lamina. Der mechanische Strang ist umschlossen von einem peripheren Teil, der aus langgestreckten, zartwandigen, chlorophyllhaltigen Zellen besteht, zwischen denen zahlreiche Interzellularen vorkommen. Auf der Oberseite des Blattes liegt zwischen dem mechanischen Komplex und der Epidermis ein lockeres Gewebe von rundlichen dünnwandigen Zellen, die reichlich Chlorophyllkörner enthalten. Diese Zellen liegen in senkrecht zur Blattoberseite stehenden Reihen, die weit voneinander entfernt sind, also große Lufträume zwischen sich freilassen.

---

[1]) Vgl. Hildebrand, l. c. p. 890.
[2]) Ebenda. p. 11.
[3]) Haberlandt, l. c. p. 189.

Dieses Gewebe tritt an Stelle des Palisadengewebes und des Schwammparenchyms der Laubblätter auf. Die Epidermis, zumal die der Oberseite, ist außerordentlich fest gebaut. Die Außenwände derselben sind sehr stark, schön geschichtet und mit einer deutlich sichtbaren Cuticula, die zahlreiche scharf ausgeprägte Falten zeigt, versehen. — Weiter nach dem Haken zu verändert sich die Querschnittsform des Blattes in ganz charakteristischer Weise. Basis und Höhe des gleichschenkligen Dreiecks werden nach und nach einander gleich, die Zipfel der Lamina werden also immer kürzer, die Oberseite des Blattes wölbt sich mehr und mehr vor, so daß der Blattquerschnitt sich schließlich der Kreisform nähert. Der mechanische Strang, der an der Blattbasis die Form eines Dreiecks hat, bekommt nicht selten die Form eines Kreuzes; noch weiter hinauf verschwinden die seitlichen Leitbündel der immer unscheinbarer werdenden Lamina. Nur das Gefäßbündel in der Blattrippe läuft bis hoch hinauf. Schließlich nimmt sowohl der Querschnitt des Blattes als auch der des mechanischen Stranges ungefähr Kreisform an, so daß Ober- und Unterseite des Blattes einander gleich werden. In diesem Teile besteht das Blatt nur noch aus dem inneren mechanischen Strang mit dem zentralen Gefäßbündel und der Epidermis; das chlorophyllhaltige Gewebe ist ganz und gar verdrängt worden.

Das Blatt ist an der Spitze etwas mehr als halbkreisförmig eingebogen und endet in einen scharfspitzigen Haken, dessen Medianebene senkrecht zur Blattfläche steht. Der Haken ist gelbbraun gefärbt, selbst Eau de Javelle vermag trotz längerer Einwirkung diese Färbung nicht zu zerstören. Die Zellwände der Hakenspitze sind stark cutinisiert, sie bleiben in konzentrierter Schwefelsäure erhalten.

In den metamorphosierten Hüllblättern von *Lappa* liegt eine vorzügliche Haftvorrichtung vor. Die Organe sind zugfest gebaut und im unteren und mittleren Teile in zwei Ebenen, nämlich in der Medianebene des Hakens und senkrecht zu derselben biegungsfest konstruiert. — In wie vollkommener Weise der Haken seine Funktion erfüllt, ist allgemein bekannt.

Xanthium spinosum L. (1)[1]

Ähnliche Haftorgane, wie sie bei *Lappa* vorkommen, befinden sich an der Frucht von *X. spinosum.* Sie bestehen aus einem zentral gelegenen am Ende zu einem sehr scharfspitzigen Haken umgebogenen Stereidenbündel, welches bis über die Mitte von einem Leitbündel durchzogen wird. Im oberen Teil ist dieser mechanische Strang von einer einzelligen Schicht epidermaler Zellen bedeckt; weiter unten sind zwei, drei und mehr Zellagen vorhanden. Im unteren Teile der Emergenz befinden sich vereinzelt Drüsenhaare.

Wichtig ist es, auf die feste Verbindung der Haftvorrichtungen mit der Fruchtwand hinzuweisen. Die Fruchtwand besteht, abge-

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 890 u. 905.

sehen von dem epidermalen und subepidermalen Gewebe, das in mechanischer Hinsicht eine untergeordnete Rolle spielt, aus zwei Schichten von mechanischen Zellen. Auf Querschnitten durch die Fruchtwand beobachtet man innenliegend eine Schicht prosenchymatischer Elemente längsgetroffen, darüber Stereidenbündel im Querschnitt. Die Schichten, die quergetroffen sind, liegen aber nun nicht isoliert über der unteren Schicht, sondern sind mit ihr verbunden und zwar dadurch, daß aus der unteren Schicht mechanische Bündel ausgehen und in die obere eindringen. Solche verbindenden Stränge aus der unteren Schicht bilden nun auch den Kern der Haftorgane. Dadurch, daß erstens zwei Lagen sich kreuzender Zellstränge übereinander liegen und zweitens beide durch weitere Zellstränge verbunden sind, enthält die Fruchtwand ein äußerst festes System mechanischer Elemente, das einem künstlichen Gewebe ähnlich sieht. Mit diesem System stehen nun die Haftorgane in gleichfalls sehr fester Verbindung.

Auf die Festigung der Fruchtwand durch sich kreuzende mechanische Elemente haben schon Hildebrand (2)[1]), Majursky (8)[2]), v. Höhnel (10) u. a. hingewiesen.

Wie die Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion erkennen läßt, sind die Wände der prosenchymatischen Zellen sowohl in der Fruchtwand als auch im Haftorgan stark verholzt.

Agrimonia odorata Mill. (1)[3]), *A. eupatoria* L.

Bei diesen Pflanzen sind die Blüten eingehüllt von einem mehrreihigen Kranz von Hochblättern, welche, um der Haftfunktion dienen zu können, starke Veränderungen erfahren haben. Der Querschnitt eines solchen Blattes ist rund; es sind also Reste der Laminaflügel im Gegensatz zu *Lappa* nicht vorhanden. Von der Basis an besteht das metamorphosierte Blatt aus einem zentral gelegenen Zylinder, der von starkwandigen und verholzten Stereiden gebildet wird. Dieser mechanische Komplex ist von epidermalem Gewebe, im unteren Teile außerdem noch von einigen Lagen subepidermaler Zellen bekleidet. Das Blatt ist am Ende nach der morphologischen Oberseite zu hakenförmig umgebogen; eine scharfe Spitze wie bei *Lappa* und *Xanthium* ist hier jedoch nicht vorhanden, sondern das Ende ist abgerundet, und die kurzen Epidermiszellen ziehen im Bogen über das Ende des mechanischen Stranges hinweg. Die mechanischen Zellen laufen, ebenso wie die dicht unter dem peripheren Gewebe der Oberseite liegenden Leitbündel bis in die Spitze der Haftorgane; auf der ganzen Oberfläche finden sich Spaltöffnungen.

Die Haken sind, wie erwähnt, sämtlich nach aufwärts gekehrt. Im Reifezustand spreizen sie infolge Wachstums des Blüten-

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 475.
[2]) Majursky, l. c. p. 27.
[3]) Hildebrand, l. c. p. 905.

bodens auseinander, so daß die Frucht von allen Seiten mit Haken umgeben ist. — Die Früchte beider Pflanzen haften ziemlich gut.

Sanicula europaea L. (1)[1]).

An der Frucht dieser Umbellifere sitzen Haftorgane, die, was ihre Insertion in der Fruchtwand anlangt, von den bisher beschriebenen Formen etwas abweichen. Die Haftvorrichtungen bestehen ebenfalls aus einem Stereidenbündel, welches am Ende zu einem Haken mit ziemlich scharfer Spitze umgestaltet ist. Dieser mechanische Strang wird umgeben von einem im oberen Teil dünnen Mantel von parenchymatischen, plasmareichen und Chlorophyll enthaltenden Zellen. Zwischen den Epidermiszellen liegen zahlreiche Spaltöffnungen. Während nun der zentrale Strang in seinem ganzen Verlauf ungefähr von gleicher Stärke bleibt, nimmt der periphere Teil an der Basis an Dicke bedeutend zu, so daß die Haftorgane im unteren Teil eine flaschenförmige Anschwellung besitzen. Im Bauchteil derselben liegen große rundliche, durch Interzellularen getrennte Zellen, die Chlorophyll und Kristalldrusen von oxalsaurem Kalk enthalten.

Auffallend an diesen Haftorganen ist, daß der mechanische Zentralstrang nicht mit der Fruchtwand in besonders festem Verband steht, wie dies bei *Xanthium* beschrieben wurde, sondern ganz unvermittelt und meistens, ohne wesentlich schwächer zu werden, im parenchymatischen Gewebe endet.

Die letzten Stereiden, die Ausläufer des mechanischen Stranges, zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie zahlreiche einfache, langgestreckte und quer zur Längsachse der Stereiden gestellte Tüpfel aufweisen, während die übrigen Zellen des mechanischen Stranges wenige, nur in der Hakenspitze zahlreicher auftretende einfache Tüpfel zeigen. An diese stark getüpfelten, den Strang nach unten abschließenden Stereiden grenzen Spiraltracheiden, die als Abzweigung eines in der Fruchtwand verlaufenden Leitbündels auftreten. Die so stark getüpfelten Stereiden vermitteln anscheinend den Übergang zwischen den eigentlichen mechanischen Zellen und den der Wasserleitung dienenden Elementen, sie sind Übergangsbildungen, die beiden Funktionen zugleich dienen. Erwähnt sei noch, daß diese Übergangszellen nicht selten fehlen. Die Wände der Stereiden sind verholzt. Trotzdem eine besondere feste Verbindung zwischen den mechanischen Teilen der Haftorgane und denen der Fruchtwand nicht vorhanden ist, besitzen die Haken eine bedeutende Zugfestigkeit; der große Querschnitt an der Basis und die sehr starke Epidermisaußenwand sind anscheinend für die Verbindung mit der Fruchtwand ausreichend. Übt man einen sehr kräftigen Zug auf die Organe aus, so reißen sie allerdings ab und zwar, wie vorauszusehen war, an der Ansatzstelle der Tracheiden.

Die Haftvorrichtungen sind wie die von *Lappa* orientiert; sie kommen in den verschiedensten Größen vor, oft sind die oben stehenden länger als die unteren.

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 905.

Geum urbanum L. (*G. rivale* L., *G. hirsutum*).

Während in der Regel die Haftfunktion ein- und mehrzelligen Trichomen und Emergenzen oder auch metamorphorsierten Laubblättern übertragen ist, kommt es ziemlich selten auch vor, daß der Griffel neben seiner spezifischen Funktion noch jene mechanische Aufgabe übernimmt. Ein solcher Fall, und zwar ein ganz besonders interessanter, liegt bei mehreren Spezies der Gattung *Geum* vor. Betrachtet man im Sommer Vertreter einiger Geumarten, z. B. *G. urbanum, G. rivale* u. a., so sieht man, daß jede Frucht mit einem ziemlich hakenförmigen Organ, welches den Griffel darstellt, versehen ist. Doch ist die Spitze des Hakens nicht frei, sondern es ist bei den meisten Früchten noch ein kleiner stäbchenförmiger Anhang vorhanden, der wie eine Fahne schräg herabhängt und mit dem Hakenschaft einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildet. Je weiter das Jahr vorrückt, desto seltener werden die Fähnchen, sie fallen nach und nach ab. Fährt man mit einem Tuch über eine solche Pflanze hinweg, so beobachtet man, daß die Früchtchen, die mit der Mutterpflanze nur noch in einem losen Verbande stehen, mit dem hakenförmigen Griffel festhaften.

Es soll nun der Bau dieses sonderbar geformten Griffels geschildert werden. Untersuchungen über den Gegenstand liegen vor von Kraus (9)[1]) und Hildebrand (1)[2]). Doch ist der feinere anatomische Bau — besonders der Bruchstelle — bisher noch nicht studiert worden. Untersucht wurden von mir *Geum urbanum, G. rivale, G. intermedium, G. hirsutum* und zum Vergleich *G. montanum;* letztere Spezies besitzt keinen hakenförmigen Griffel. Die zuerst genannten Spezies stimmen hinsichtlich des Baues der Griffel im wesentlichen überein, so daß es ohne Bedeutung ist, von welcher Spezies gesprochen wird.

Was zunächst die Gestalt betrifft, so besitzt der Griffel, wie erwähnt, etwa $^1/_4$—$^1/_3$ seiner Länge von der Spitze entfernt eine S-förmige Krümmung. Diese liegt nicht genau in einer Ebene, sondern bildet einen kleinen Teil einer Spiralwindung. Der untere Teil des Griffels, ebenso der obere verjüngt sich nach oben, so daß der obere Griffelteil bedeutend schwächer ist, als der untere. In der Mitte der S-Krümmung wird der Griffel durch eine ringsum verlaufende Einschnürung besonders dünn. Diese Zone stellt die präformierte Bruchstelle des Griffels dar. Oberhalb dieser schmalen Stelle setzt dann gleich die Basis des oberen Griffelteiles wesentlich breiter an. Erwähnt sei hier gleich, daß der untere Teil des Griffels unbehaart ist, während sich am oberen Teile ziemlich lange, einzellige Haare vorfinden, die nach der Narbe des Griffels zu gerichtet sind. Der untere Teil des Griffels ist intensiv rot gefärbt, der obere dunkler rot, fast braun; die dünne Bruchstelle erscheint weißlich.

Schon bei schwacher Vergrößerung sieht man an Griffeln, die mit Eau de Javelle behandelt worden sind, daß die Bruchzone

[1]) Kraus, l. c. p. 113.
[2]) Hildebrand, l. c. p. 888.

hinsichtlich ihres inneren Baues von den übrigen Teilen des Griffels abweichen muß, denn sie ist ganz durchscheinend, während der obere und untere Griffelteil dunkel erscheinen. An Längsschnitten, die durch den Bogen hindurchgehen, beobachtet man, daß der Griffel aus einem zentralen, aus dickwandigen, prosenchymatischen, stark verholzten Elementen gebildeten Teil besteht, der von einem zwei- bis mehrzelligen Mantel aus zartwandigen, mäßig langen Zellen umgeben ist. Im Innern des

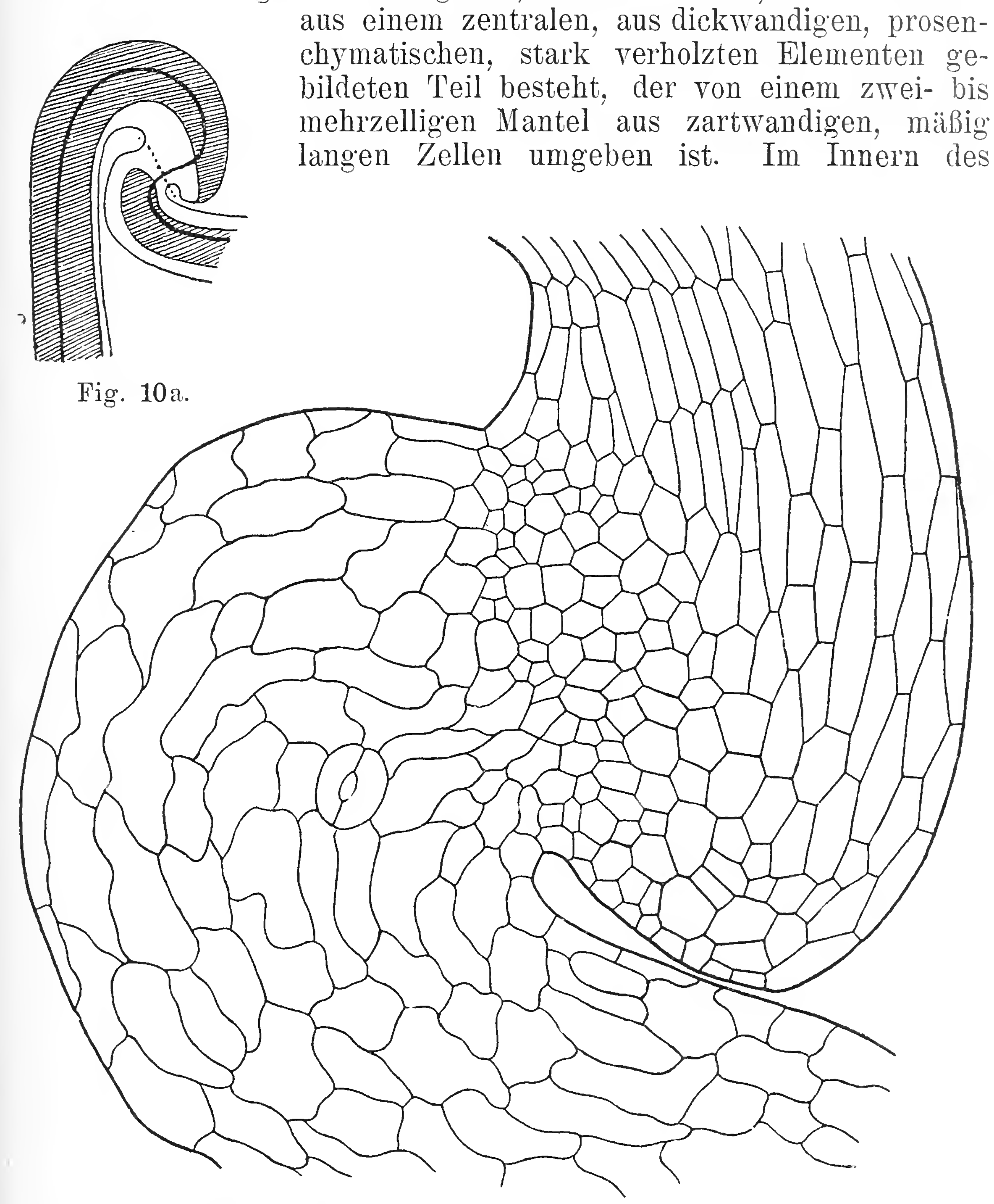


Fig. 10a.

Fig. 10. *Geum hirsutum.* Epidermis der Bruchzone des Griffels. Vergr. 226.

Fig. 10a. Die S-förmige Krümmung des Geumgriffels schematisch; mechanische Elemente schraffiert. Die Trennung beider Griffelteile erfolgt längs der punktierten Linie.

mechanischen axilen Stranges, jedoch exzentrisch verläuft ein Gefäßbündel, das sich durch den ganzen Griffel hindurch verfolgen läßt. Im unteren Teil des Griffels treten, wie auf Querschnitten zu sehen ist, noch zwei weitere Leitbündel auf, die weiter oben enden. Der annähernd kreisförmige Querschnitt des

Griffels zeigt an einer Seite eine Einkerbung, die dadurch zustande kommt, daß eine Falte, offenbar die Naht des Fruchtblattes am ganzen Griffel entlang läuft. Die Falte und das große Gefäßbündel liegen in der Symmetrieebene des bilateral gebauten Griffels. Die Symmetrieebene ist auch zugleich die Medianebene des Hakens. Jedes Gefäßbündel besitzt an der Außenseite seinen mechanischen Beleg, der aus starkwandigen, prosenchymatischen, starkverholzten Zellen besteht. Diese Belege sind mehr oder weniger scharf gegen den zentralen Teil des Griffels abgegrenzt, der aus großlumigen, rundlichen Zellen mit schwächeren und weniger stark verholzten Wänden besteht. Auffallend ist, daß

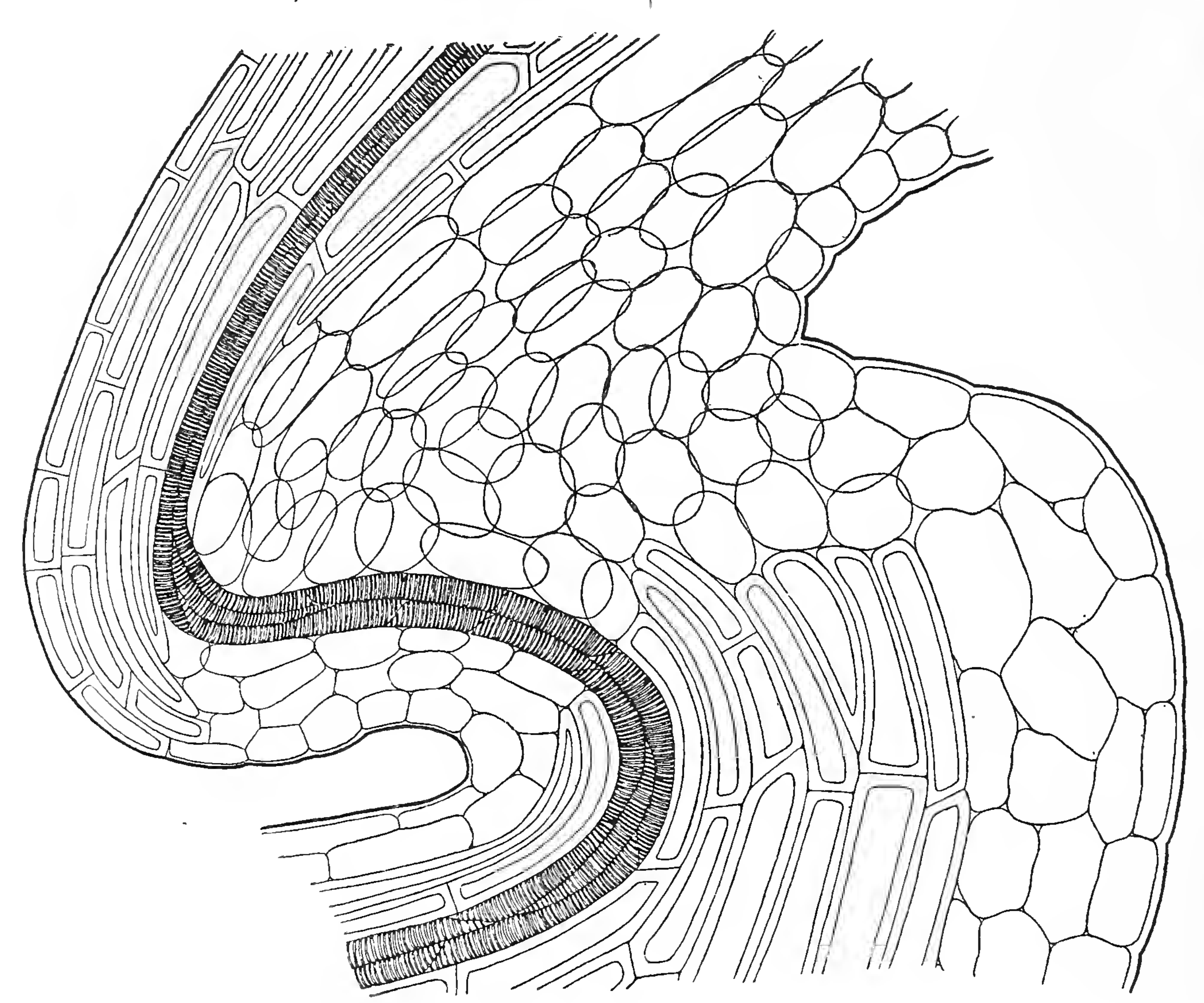


Fig. 11. *Geum hirsutum*. Trennungsgewebe. Vergr. 170.

im zentralen Teil dicht vor der Naht ebenfalls ein starker mechanischer Strang entlang läuft. Der periphere Teil des Griffels zeigt auf dem Querschnitt großlumige, dünnwandige Zellen, dazwischen ziemlich große Interzellularen. Die Wände sind hier unverholzt. Die Epidermiszellen besitzen starke, gelblich gefärbte, nach außen stark vorgewölbte Wände.

Auf Längsschnitten beobachtet man, daß alle Zellen, die eine in der Richtung des Griffels langgestreckte Form haben, nach der Bruchzone zu immer kürzer werden. Die langgestreckten Epidermiszellen des unteren Griffelteiles haben gerade Wände (Fig. 10)[1]), an der Bruchzone gehen sie in kleine, isodiametrische Zellen über,

[1]) In der Zeichnung Fig. 10 erscheinen die Zellen mit geraden Wänden infolge der hakigen Krümmung als die oberen.

und hinter der Bruchstelle grenzen dann fast unmittelbar große, zunächst kurze nach der Narbe zu immer länger werdende Epidermiszellen mit dickeren, gewellten Wänden an; hier treten auch Spaltöffnungen auf. Die mechanischen Zellen im Innern werden gegen die Bruchzone zu ebenfalls kürzer und hören dann plötzlich auf, so daß der eingeschnürten Stelle jede Verdickung der Wände fehlt. Im Übrigen ist zu beobachten, daß der mechanische Strang an der Bruchstelle spitz zuläuft (Fig. 10a u. 11), so daß nach Abfall des oberen Griffelteiles ein regelrechter mechanischer Haken zurückbleibt. Die ganze Bruchzone besteht also durchweg aus

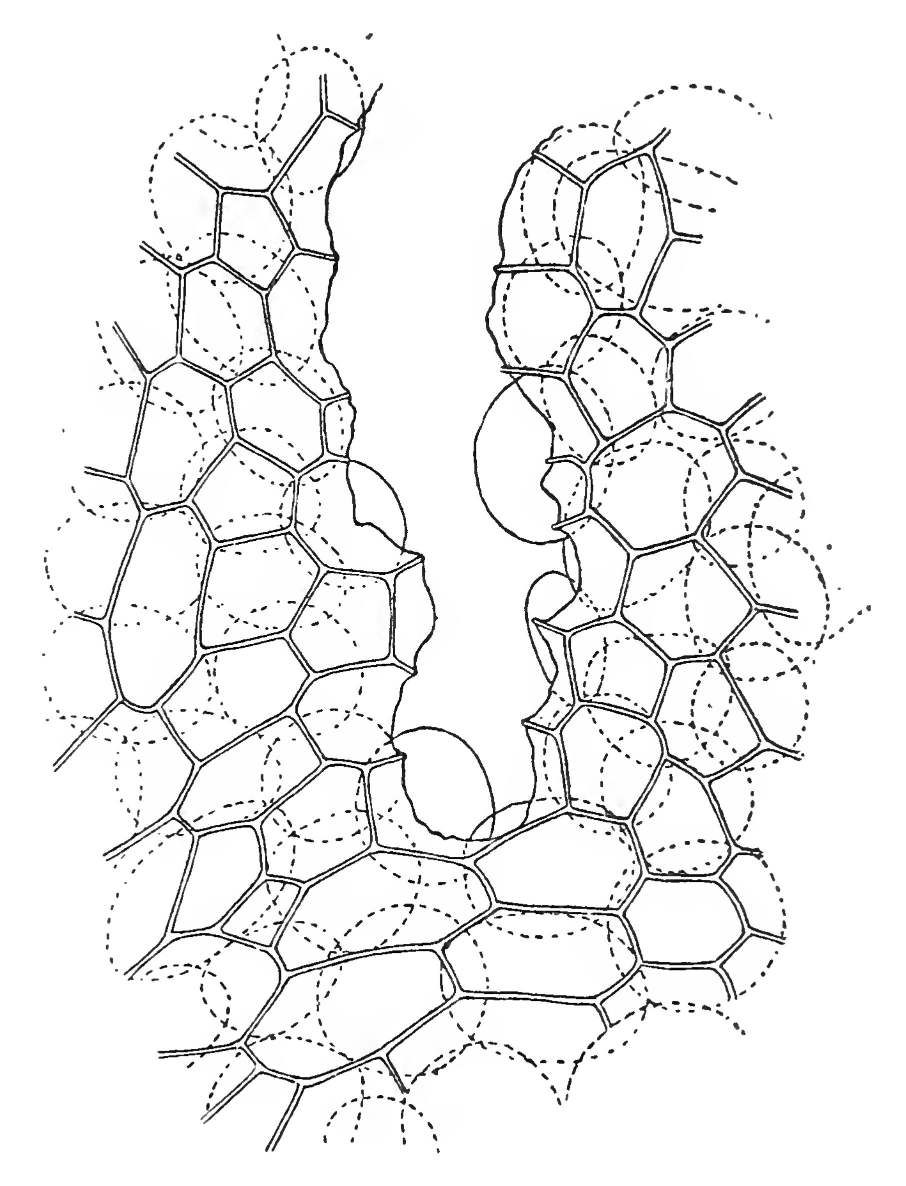


Fig. 12. Bruchzone des Griffels von *Geum hirsutum*. Zerrissene Epidermiszellen, darunter isolierte Zellen des Trennungsgewebes.

kurzen parenchymatischen, dünnwandigen Zellen mit Ausnahme des aus Tracheiden bestehenden Leitbündels. Diese Tatsache war schon bekannt. Hildebrand (1)[1]) schreibt: „Die Loslösung der Griffelspitze von dem Haken findet dadurch statt, daß hier eine Zone dünnwandiger Zellen liegt usw.“ Außerdem ist es aber höchst interessant, daß die dünnwandigen Zellen der Bruchzone, abgesehen von den Epidermiszellen, nicht in festem Verband stehen, sondern daß hier ovale und kugelige Zellen, die nur noch an wenigen und engumgrenzten Stellen zusammenhängen, auftreten (Fig. 11). Es liegt hier also ein Trennungsgewebe vor, ähnlich wie es sich

[1]) Hildebrand, l. c. p. 889.

an den Basen der Laubblätter bildet. Die Epidermiszellen sind fest miteinander verbunden, sie werden bei der Loslösung zerrissen, ebenso die Tracheiden, die dann gewöhnlich an der Spitze des Hakens hervorstehen.

Bei *Geum hirsutum* wurde in einem offenbar anormalen Fall beobachtet, daß das mechanische Gewebe ausnahmsweise durch die Bruchzone hindurchlief; allerdings war der Strang an dieser Stelle sehr dünn, aber er erschwerte die Ablösung doch etwas, wie durch künstliche Abtrennung bei diesem Objekt konstatiert werden konnte.

In einem anderen, ebenfalls anormalen Falle *(Geum rivale)* war zwar der mechanische Strang an der Trennungszone unterbrochen, jedoch fehlte das Trennungsgewebe; die betreffenden Zellen waren zwar kurz und dünnwandig, doch traten zwischen ihnen keine Interzellularen auf.

An Griffeln, bei welchen die Trennung des oberen Teiles schon begonnen hat, sieht man (Fig. 12), besonders nach Behandlung mit Eau de Javelle, daß die Epidermis an der Bruchzone mehr oder weniger zerrissen ist. Zwischen den zerrissenen Zellen befindet sich eine quer verlaufende Spalte, durch die hindurch man die Zellen des Trennungsgewebes liegen sieht. Letztere sind nicht zerrissen worden, sondern haben sich isoliert.

Was nun die Kräfte betrifft, die das Zerreißen der Epidermis und die Trennung der Zellen des Trennungsgewebes bewirken, so ist wohl anzunehmen, daß sich dieser Vorgang in ähnlicher Weise wie beim Abfall der Laubblätter, Blütenorgane und auch ganzer Blüten vollzieht. Eine mehr oder minder vollständige Verschleimung der Mittellamellen dürfte dem Trennungsvorgange wohl sicher vorangehen. Ob dann die Trennung durch ungleichmäßiges Membranwachstum der Zellen des Trennungsgewebes oder durch plötzliche Turgorzunahme derselben bewirkt wird, muß dahingestellt bleiben. In dieser Hinsicht ist ja auch die Mechanik des Ablösungsvorganges bei Laubblättern, Blütenblättern etc. noch nicht vollständig klargelegt (11)[1], (12)[2], (13)[3].

Die Entwickelungsgeschichte des Geumgriffels ist von mir nicht genauer untersucht worden; es wurden nur einige Entwickelungsstadien beobachtet, welche das Zustandekommen der Krümmung zeigen. — Im ganz jungen Knospenstadium findet man, daß der Fruchtknoten einen keulenförmigen, sich nach oben schwach verjüngenden Fortsatz hat. Dieser schwillt später nach oben etwas an, während sich in der Mitte eine dünnere Stelle vorfindet. An älteren Entwickelungsstadien kann man beobachten, daß der Griffel bei gleichzeitigem starken Längenwachstum an der dünnen Stelle eine zweifache Knickung erfahren hat. In der Blüte findet man schon die S-förmige Krümmung, die sich dann während der Fruchtreife schärfer ausprägt, um schließlich einen vollständigen

---

[1]) v. Mohl, l. c. p. 275.
[2]) Fitting, l. c. p. 244ff.
[3]) Löwi, l. c. p. 983.

Haken zu bilden. Zur Zeit der Blüte sieht man, daß der obere Griffelteil reichlich Chlorophyll enthält; vor der Bruchstelle hört der Chlorophyllgehalt plötzlich auf, weshalb diese farblos erscheint. Hinter der Bruchstelle findet sich nur sehr wenig Chlorophyll, doch wächst gegen den Fruchtknoten zu der Chlorophyllgehalt wieder allmählich. Kurze Zeit nach dem Abfall der Blütenblätter sind die Griffel noch ziemlich kurz, aber schon rot gefärbt; je mehr die Frucht der Reife entgegenschreitet, desto mehr wölbt sich der zunächst flache Blütenboden vor, zu gleicher Zeit erfährt der Griffel und zwar, was von Wichtigkeit ist, besonders der untere Teil, ein ganz bedeutendes Längenwachstum. Zur Zeit der Reife ist der Blütenboden mehr als halbkugelig vorgewölbt, die Früchte mit den Griffeln werden dadurch nicht nur emporgehoben, sondern, was noch wichtiger ist, die Griffel werden oben voneinander entfernt, so daß sie nun radial abstehen, und die Haken besser exponiert sind.

Auffallend ist es, daß der obere Griffelteil zahlreiche Spaltöffnungen besitzt, während der ganze übrige Teil des Griffels frei davon ist. Da der obere Griffelteil zugleich sehr reichlich Chlorophyll enthält, so ist es wohl wahrscheinlich, daß die Spaltöffnungen hier vor allem im Dienste des Assimilationsgaswechsels stehen und daß hier wenigstens zum Teil die Stoffe gebildet werden, die für die Verdickung der Zellwände des Griffels notwendig sind. Ob die Krümmung des Geumgriffels vielleicht auch bei der Bestäubung der Blüten von Bedeutung ist, indem sie den Insekten das Anklammern erleichtert, muß dahingestellt bleiben. Ebenso muß die weitere Frage offen bleiben, wie denn etwa die höchst merkwürdige Form des Griffels phylogenetisch zustande gekommen ist.

Der gerade Griffel von *Geum montanum* zeigt weder eine Unterbrechung des zentralen mechanischen Stranges noch ein Trennungsgewebe. Er ist etwa um ein Drittel länger als der von *G. rivale*, außerdem ist er schwächer und verjüngt sich von unten nach oben gleichmäßig. Abgesehen von dem Fehlen der Krümmung mit ihren anatomischen Besonderheiten ist er so gebaut wie die Griffel der übrigen Geumarten. Bis etwa auf $^1/_{10}$ seiner Länge von der Spitze entfernt ist er mit zahlreichen langen und zarten Haaren bedeckt, die eine leichte Verbreitung der sich von der Mutterpflanze trennenden Früchte durch den Wind ermöglichen.

Ranunculus Steveni.

Auch bei *Ranunculus Steveni* dient der Griffel der Haftfunktion; nur ist hier der Haken von vornherein frei und entsteht nicht erst durch den Abfall eines oberen Teiles; außerdem ist er als Haken weniger vollkommen ausgebildet.

Der Griffel zeigt im unteren Teile, der ohne erkennbare Grenze in die linsenförmige Frucht übergeht, einen langgestreckten Querschnitt, im Mittelteile wird er oval und nach oben schließlich ungefähr kreisförmig. Die Medianebene des Griffels ist auch zugleich die des Hakens.

Was den anatomischen Bau des Griffels betrifft, so erweist dieser sich im wesentlichen bestehend aus 1) der sehr festen Epidermis, 2) einem dünnwandigen lockeren parenchymatischen Gewebe, 3) einer starken, mechanischen Platte, die in der Medianebene des Griffels liegt. — Die mechanische Platte hat die Form des Griffels selbst, sie ist also unten breit und dick, oben bedeutend schmäler und schwächer und läuft schließlich in einen der Form des Hakens entsprechend gebogenen Strang aus. Die Platte besteht aus dickwandigen prosenchymatischen zum Teile reichlich getüpfelten Zellen von polygonalem Querschnitt. Die Wände dieser Zellen sind verholzt und zwar in besonders starkem Maße die deutlich erkennbaren Mittellamellen derselben. Mit Phlorogluzin-Salzsäure nehmen diese eine dunkelrote Färbung an im Gegensatz zu den sich hellrot färbenden sekundären Lamellen. Im Griffel verlaufen vier Gefäßbündel, von denen sich zwei an die Kanten und zwei an die Breitseiten der Platte anlehnen. — Die Epidermis besteht aus in der Längsrichtung des Griffels gestreckten Zellen mit außerordentlich starken Außenwänden und kräftigen Innenwänden. Beiderlei Wände erscheinen weiß und glänzend und besitzen eine sehr zarte schwer sichtbare Schichtung. Mit Chlorzinkjod färben sich die Epidermiswände violett.

Der Griffel ist außerordentlich fest gebaut; auch ist er mit der ebenfalls sehr kräftigen Fruchtwand gut verbunden, indem er fast ohne Grenze in diese übergeht.

Ganz ähnlich umgestaltete und der Haftfunktion dienende Griffel finden sich bei *Anemone rivularis*. In diesem Falle ist der Griffel aber stärker hakig gebogen.

Medicago apiculata Bast.

Am Rande der Frucht, einer schneckenartig gedrehten Hülse, stehen zahlreiche hakenförmige Haftorgane, welche mit der Fruchtwand in hervorragend fester Weise verbunden sind. Die Wand der Hülse enthält ein sehr festes Maschenwerk aus starken und verholzten mechanischen Strängen, die durch Anastomosen miteinander verbunden sind. Solche mechanischen Stränge verlaufen auch am Rande der Hülse, und von diesen gehen nun die Haftorgane aus. Diese enthalten einen zentral gelegenen Strang, der aus bastähnlichen verholzten Zellen besteht. Dort wo diese in den Randstrang der Hülse übergehen, sind sie entweder gebogen oder sitzen den peripher verlaufenden Stereiden senkrecht auf. Im unteren Teile des mechanischen Haftorganes ist der mechanische Strang außer von der Epidermis noch von einem aus mehreren parenchymatischen Zellen bestehenden Gewebe umgeben, welches nach der Spitze zu immer dünner wird und schließlich verschwindet, so daß der am Ende hakig umgebogene Strang dort nur noch von der Epidermis bedeckt wird. Eine scharfe Spitze ist nicht ausgebildet.

Interessant ist, daß im unteren und mittleren Teile der Emergenzen die Wände der zu äußerst liegenden Stereiden nicht

glatt sind, sondern in die Wände der Parenchymzellen vorspringen, und letztere sich in die dickwandigen Zellen vorwölben. Es kommt durch diese Verzahnung ein fester Verband beider Gewebezustande.

Die Hakenspitzen sind sämtlich in demselben Sinne gerichtet und vorteilhafter Weise etwas nach außen gekehrt.

Die bedeutende Zugfestigkeit der Haken und ihr fester Verband mit der Fruchtwand lassen sich leicht demonstrieren. Versucht man z. B. einen Haken mit der Pinzette aus der Fruchtwand zu reißen, so schält man höchstens das dünnwandige periphere Gewebe ab. Der Widerstand des mechanischen Stranges dagegen ist ein außerordentlich großer.

Obgleich die Haken keine scharfen Spitzen haben, haften die Früchte dieser Pflanze ziemlich gut.

Medicago denticulata Willd.

besitzt Haftorgane, die, was ihren Bau und ihr Verhältnis zur Fruchtwand anlangt, große Ähnlichkeit mit denen von *M. apiculata* haben. Nur sind die hier zahlreicher auftretenden Haftvorrichtungen länger, dünner und an der Spitze oft mehr oder weniger eingerollt.

Medicago radiata.

Die sehr flache Hülsenfrucht dieser Pflanze ist ebenfalls mit Vorrichtungen versehen, die zur Verbreitung durch Tiere dienen. Es liegen aber hier, wenigstens in der Regel, nicht typisch hakenförmige Organe vor, sondern der mechanische Strang am Rande der Hülse trägt Gebilde, welche die verschiedensten Formen haben können, ganz unscheinbare Buckel, größere, mit Zacken versehene Höcker und Vorsprünge, längere geweihartige Gebilde, zuweilen auch hakenartige Formen, wie sie bei *M. apiculata* regelmäßig vorkommen.

Was den Bau aller dieser Gebilde betrifft, so bestehen auch sie aus einem zentralen festen Kern und einem peripheren dünnwandigen Gewebe. Jede Verzweigung wird von einem Stereidenbündel durchzogen, und diese mechanischen Stränge werden wieder durch andere miteinander verbunden. Sehr gut lassen sich diese Verhältnisse beobachten an Präparaten, die mit Methylenblau behandelt worden sind. Die mechanischen Elemente haben dann eine tiefblaue Färbung angenommen und heben sich vom übrigen Gewebe deutlich ab. — Es ist klar, daß durch die eben beschriebenen Einrichtungen die Festigkeit der Haftorgane bedeutend gesteigert wird.

Medicago Helix Bertol.

besitzt an der nahezu kugligen Hülse ziemlich lange, konisch geformte kräftige Emergenzen, die sehr wenig gebogen sind und eine nicht allzu scharfe Spitze besitzen. Diese Organe, welche hinsichtlich ihres inneren Baues im Prinzip mit denen der anderen Medicago-Arten übereinstimmen, können sich sehr wohl in einen Tierpelz

einbohren, werden aber darin lange nicht so fest haften, als die hakig gekrümmten Formen.

Hedysarum multijugum (1)[1]), *Onobrychis sativa* Lam.

Bei diesen Leguminosen finden sich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Medicago*. Auf den Früchten sitzen an den Rändern und auf den Flächen kegelförmige, sehr stumpfe Emergenzen, die im anatomischen Bau mit denen von *Medicago Helix* prinzipiell übereinstimmen.

Während aber die Emergenzen der Fruchtwand von *M. Helix* glatt sind, ist in diesen Fällen die ganze Fruchtwand, also auch die Oberfläche der Emergenzen mit zahlreichen dünnwandigen Haaren bedeckt. Diese Haare zeigen übrigens als typische Leguminosenhaare, was den Bau ihrer Basis betrifft, große Ähnlichkeit mit den oben besprochenen Hafthaaren von *Apios tuberosa* und *Desmodium canadense*. Wichtig für die Haftfunktion ist die Tatsache, daß hier die Haare mit ziemlich großen gelblichen und stark lichtbrechenden Wärzchen bedeckt sind. — Es versteht sich von selbst, daß die zahlreichen Haare mit den Wärzchen das Festhaften der Emergenzen und damit der Frucht wesentlich unterstützen.

b) Emergenzen als Träger von Haftorganen.

Während im ersten Abschnitt dieses Teiles jene Emergenzen etc. besprochen worden sind, welche selbst als Haftorgane funktionierten, sollen jetzt diejenigen Fälle zur Besprechung gelangen, bei denen die Emergenz erst dadurch der Haftfunktion dienstbar wird, daß sie Träger von Gebilden ist, die ihrerseits das Anhaften zur Aufgabe haben. Die eigentlichen Haftorgane gelangen, besonders an sehr langen Emergenzen, in eine gut exponierte Stellung, auch finden sich an letzteren manchmal Gelenke, welche eine gewisse Beweglichkeit der Haftorgane ermöglichen. — Was nun die Haftorgane selbst betrifft, die an den Schäften sitzen, so handelt es sich entweder um lokale Wandverdickungen, meist in Form kleiner Höcker oder um Haare, die je nach ihrer Gestalt, Wandbeschaffenheit und Anordnung am Schaft mehr oder weniger vollkommen der Haftfunktion angepaßt sind.

In den einfachsten Fällen handelt es sich um kegelförmige, stumpfe Emergenzen, deren ganze Oberfläche mit gewöhnlichen Haaren bedeckt ist. Das ist schon bei *Hedysarum* und *Onobrychis* und der Fall, diese Objekte sind deshalb am Schluß des ersten Abschnittes behandelt worden, weil sie zu den jetzt zu besprechenden Formen gut überleiten.

Einen bedeutend vollkommeneren Grad der Anpassung beobachtet man bei

Acaena sericea var. *gracilis*,
A. multifida var. *multiglomerulans*,
A. ovina subsp. *maxima* Bitt.

---

[1]) Vergl. Hildebrand, l. c. p. 887 u. 888.

An den Früchten dieser Rosaceen finden sich zahlreiche Emergenzen, die mit breiter Basis aufsitzen und sich nach der Spitze zu stark verjüngen. Diese Zellkörper werden gebildet von einem zentralen Teile, der aus langgestreckten, stark getüpfelten Zellen mit stark verholzten Wänden besteht und einem peripheren oben einschichtigen, unten mehrschichtigen Gewebe, welches aus dünnwandigen Zellen zusammengesetzt ist. An diesen Emergenzen sitzen nun, über die ganze Oberfläche verteilt, einzellige große

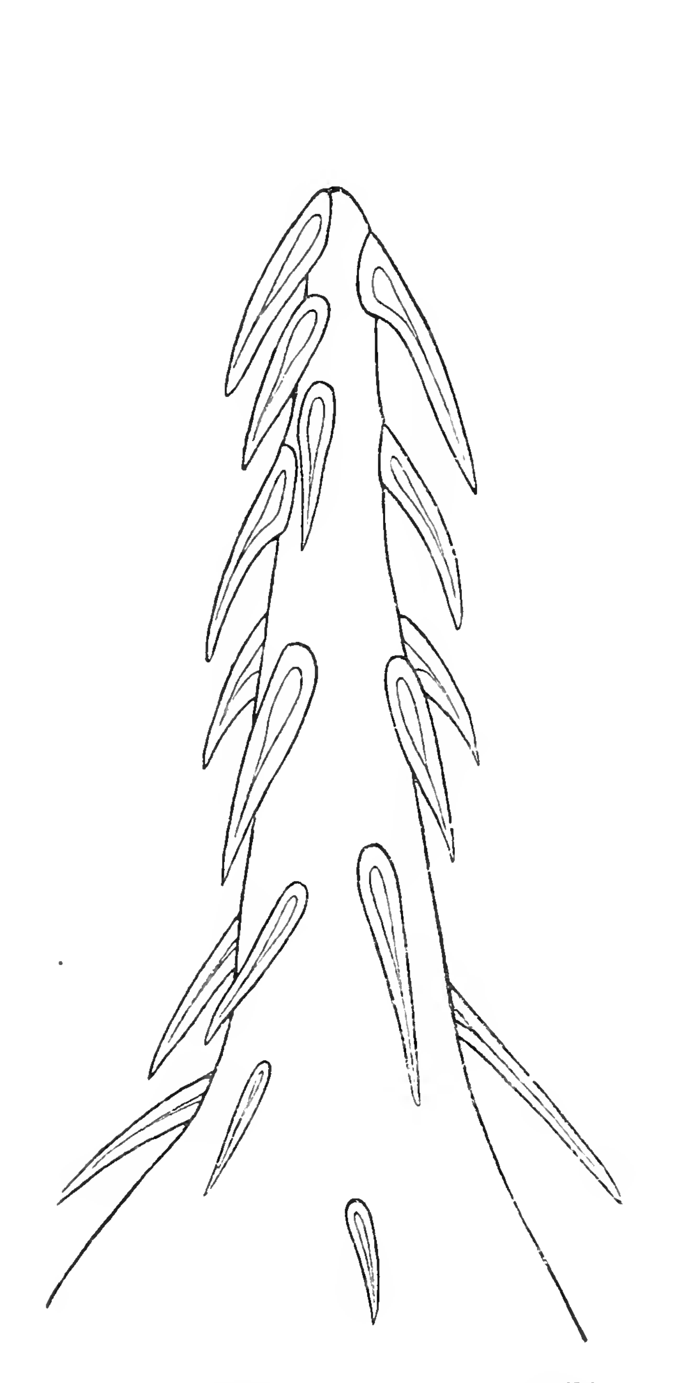


Fig. 13. *Acaena sericea* var. *gracilis*. Vergr. 42.

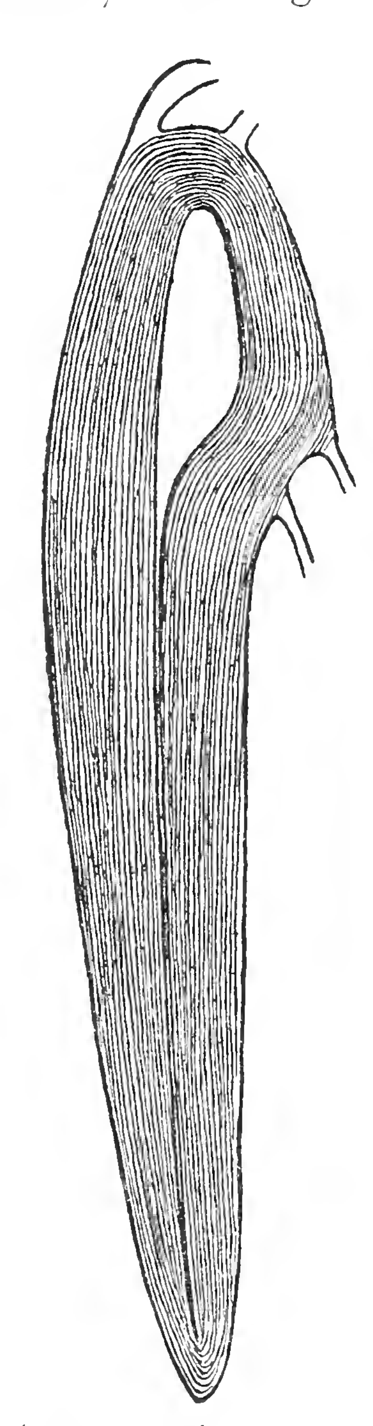


Fig. 14. *Acaena sericea* var. *gracilis*. Vergr. 220.

Trichome (Fig. 13), die eine scharfe Spitze und starke, verholzte Wände besitzen. Sie sind sämtlich rückwärts gerichtet, manchmal etwas gekrümmt und zeigen in ihrer Anordnung am Schaft eine gewisse Regelmäßigkeit. Außerdem läßt sich beobachten, daß die an der Spitze und im oberen Teil sitzenden Haare besonders kräftig gebaut sind. Das Lumen zeigt an der Basis ovale Form und verengert sich bald zu einer feinen Röhre (Fig. 14). Die beschriebenen Organe dieser Acaenarten stellen vorzüglich funktionierende Haftvorrichtungen dar. Bei *A. multifida* var. *multiglomerulans* sind

die Schäfte besonders kräftig und scharf zugespitzt, so daß sie selbst auch als Haftorgane in Betracht kommen.

Es ist klar, daß für die Haftfunktion hauptsächlich die an der Spitze stehenden Haare von Bedeutung sind und zwar wegen ihrer besonders exponierten Stellung. Es kommt das auch in ihrem kräftigeren anatomischen Bau zum Ausdruck. Die Haare des mittleren und unteren Teiles spielen eine geringere Rolle, ja sie können auch ganz fehlen, wie es z. B. bei *A. Hieronymi* der Fall ist, bei welcher Art die zahlreichen kurzen Schäfte nur an der Spitze Haftzellen besitzen, so daß das ganze Haftorgan den Eindruck eines stumpfen Pfeiles macht. — Einen ähnlichen Fall finden wir bei *A. Buchanani*. Dort befinden sich an der Fruchtwand vier sehr lange Schäfte, an deren Enden mehrere lange Haare sitzen, die allerdings in diesem

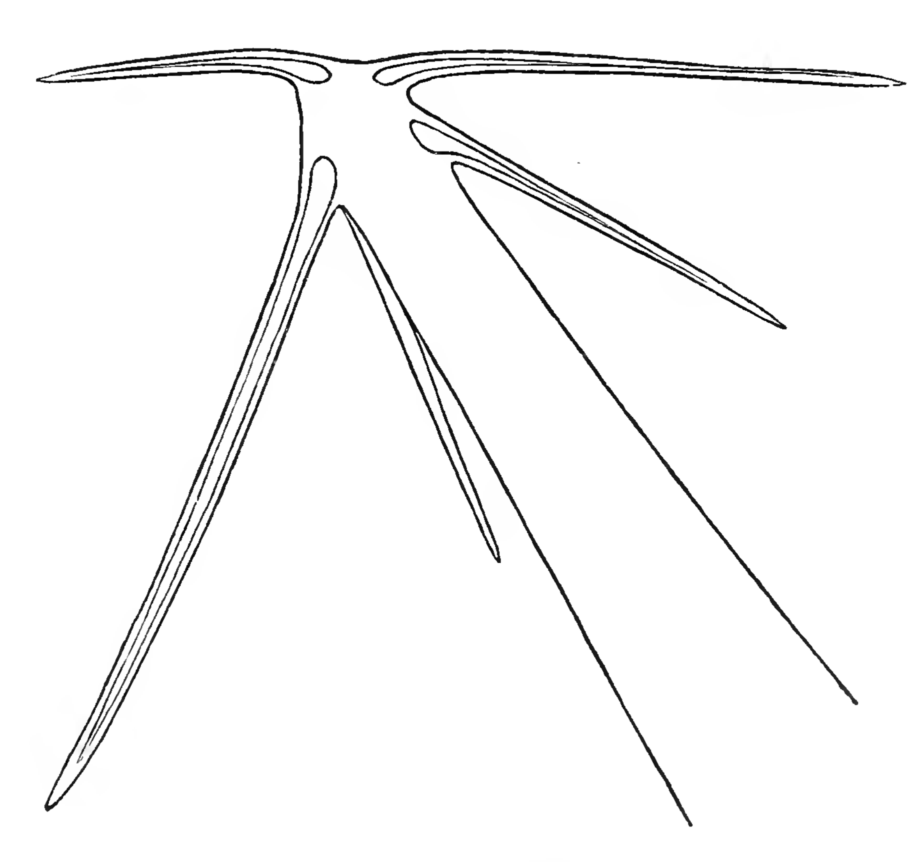


Fig. 15. *Acaena Buchanani.* Vergr. 45.

Falle zartere Wände besitzen und auch nicht nur rückwärts, sondern nach allen Seiten gerichtet sind (Fig. 15).

Acaena ovalifolia R. et Pav.

Den höchsten Grad der Ausbildung der Haftorgane zu pfeilartigen Vorrichtungen findet man bei einigen anderen Spezies der Gattung *Acaena* (1)[1]. In diesen Fällen sitzen an der Frucht zwei oder vier sehr lange, dünne, sich an der Spitze verjüngende Schäfte. Zwei Schäfte sind vorhanden bei *A. ovalifolia*, *A. magellanica* subsp. *laevigata* u. a., vier Schäfte bei *A. sanguisorbae* subsp. *pusella* u. a., wobei in letzterem Fall entweder alle vier gleich lang sind, oder je zwei gegenüber stehende länger und die beiden anderen kürzer. — Die Schäfte sind, wie erwähnt, sehr lang, besitzen kreisrunden Querschnitt und enthalten im Innern prosenchy-

[1]) Vergl. *Acaena sarmentosa*, Hildebrand, l. c. p. 905.

matische Zellen mit verdickten und verholzten Wänden. Im unteren Teile liegt zwischen der Epidermis und dem mechanischen Strang

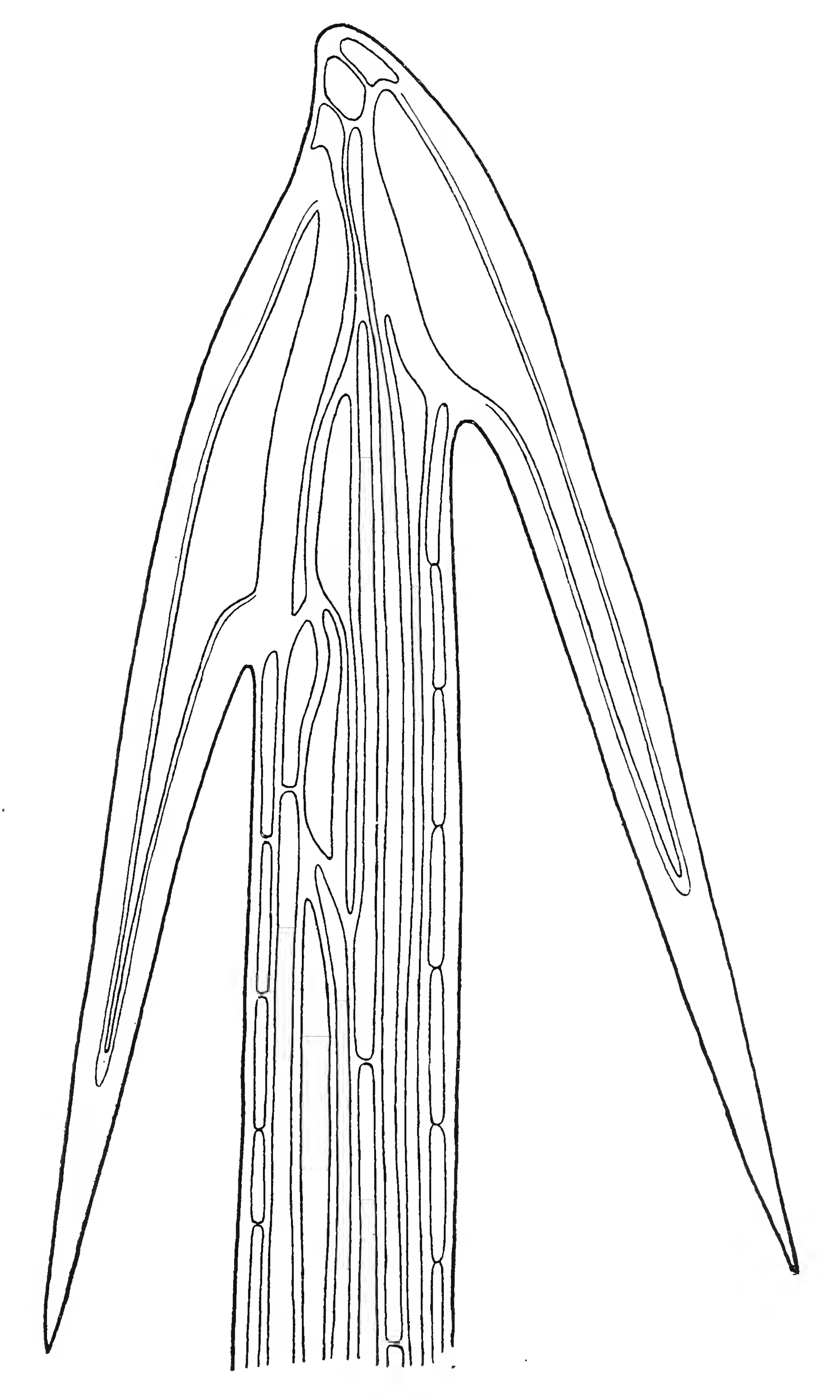


Fig. 16. Längsschnitt durch den obersten Teil der Haftvorrichtung von *Acaena ovalifolia*. Vergr. 185.

ein interzellularenreiches, chlorophyllhaltiges Parenchymgewebe. Am Ende des Schaftes (Fig. 16) stehen vier bis fünf nach rückwärts gerichtete, mit dem Schaft sehr spitze Winkel bildende

Zellen, die ähnlich gebaut sind, wie die entsprechenden bei *A. sericea.* Die Haare sitzen mit ovaler, mäßig lang gestreckter Basis auf, haben eine gerade, sehr lange, außerordentlich scharfe Spitze und sehr starke Wände. Die dickwandige Haftzelle sitzt den viel schwächeren Wänden der Zellen des Zentralstranges auf, wodurch sie eine gewisse Beweglichkeit erhält, die noch dadurch erhöht wird, daß auch die an der äußersten Spitze der Emergenz befindlichen Zellen relativ schwache Wände besitzen. Die Wände der Haftzellen lassen eine sehr feine Schichtung erkennen und sind

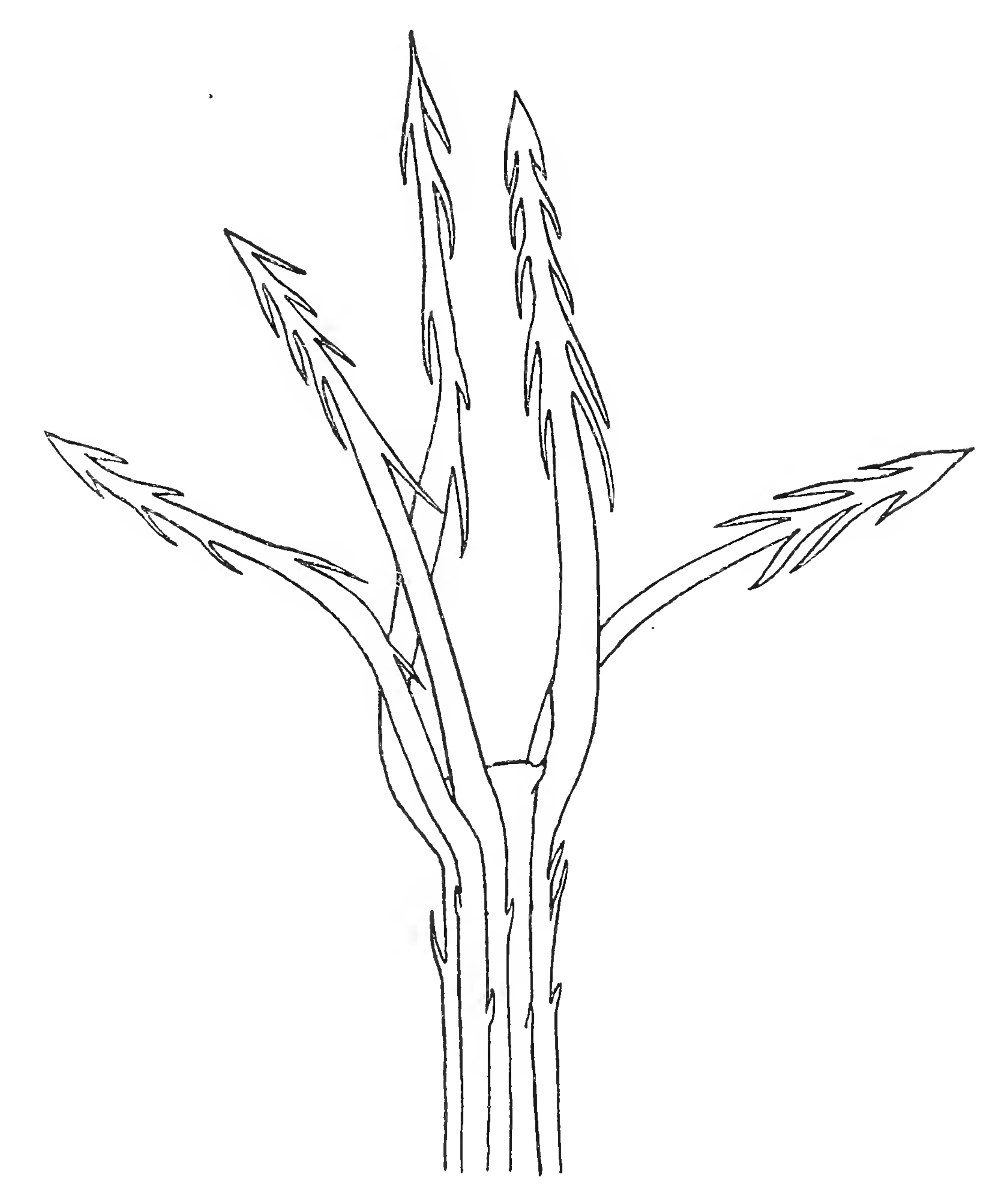


Fig. 17. *Bidens pilosus.*

verholzt. Die an die Zellen des Schaftes grenzenden Wandpartien weisen einfache Tüpfel auf.

Die Haftorgane von *A. ovalifolia* u. a. müssen als ganz hervorragende Befestigungsorgane bezeichnet werden. Ihre spitze Pfeilform, verbunden mit besonderer Festigkeit der Wände, macht sie zum Eindringen wie zum Festhaken gleich geeignet. Die oben besprochene Beweglichkeit der Widerhaken ist für die Funktion sehr vorteilhaft, da durch sie die Gefahr des Abbrechens der Haftzellen vermindert wird. — Nach Focke[1]) werden die Früchte dieser Pflanzen besonders von Seevögeln transportiert.

---

[1]) Engler-Prantl, Pflanzenfamilien III, 3 p. 46.

Bidens.

An den Früchten mancher Spezies der Gattung *Bidens* (1, 3)[1]) finden sich mehrere walzenförmige Emergenzen, die entweder am Ende oder über ihre apikale Hälfte verteilt, einzellige starke, nach rückwärts gerichtete Widerhakenhaare besitzen. Außerdem ist die Fruchtwand mit kurzen, starken, einzelligen Haaren versehen, deren Spitzen in entgegengesetzter Richtung orientiert sind.

Bidens pilosus L. besitzt an der Frucht fünf pfeilförmige Fortsätze (Fig. 17); es kommen aber auch nicht selten vier und gelegentlich drei und sechs vor. Die Schäfte derselben besitzen eine ziemlich große Beweglichkeit; sie bestehen im wesentlichen aus Stereiden mit schwach verholzten Wänden. Die einzelligen

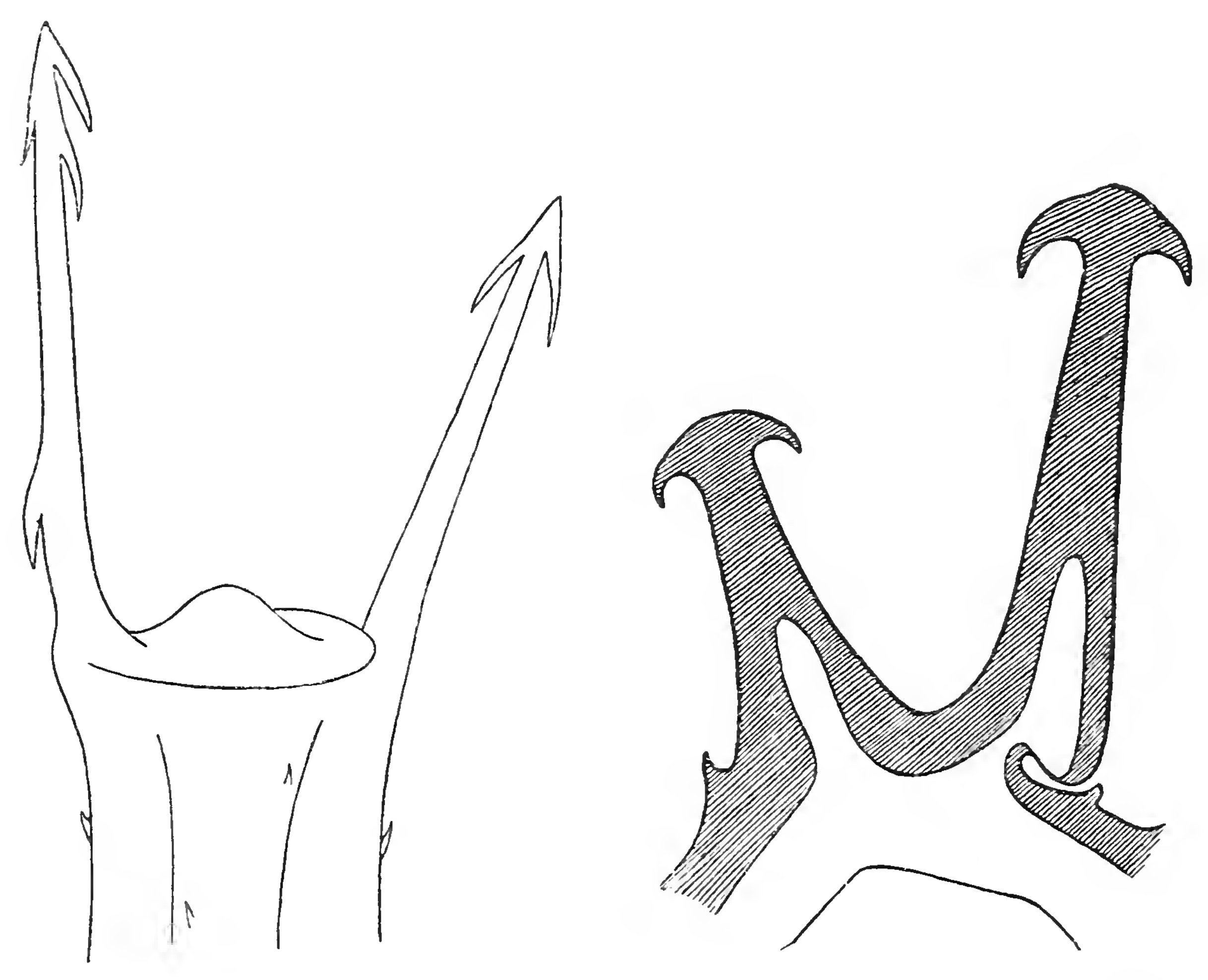


Fig 18. *Bidens humilis.* Fig. 19. *Echinospermum lappula.* Vergr. 42.

Widerhakenhaare sind starkwandig und spitz; sie bestehen aus Zellulose, nur die äußerste schwache Lamelle ist stark cutinisiert.

Die Früchte von *Bidens humilis* sind nur mit zwei, aber stärkeren Emergenzen ausgerüstet (Fig. 18). Die Schäfte sind mit wenigen meist nur an den Enden stehenden Widerhaken besetzt; ebenso sind unmittelbar an der Fruchtwand sitzende kurze, einzellige Hafthaare spärlicher vertreten und auch schwächer gebaut, als bei der vorher beschriebenen Art.

Bei *Bidens atrosanguineus* fehlen derartige Widerhaken, nur die Fruchtwand ist mit kleinen einzelligen Haftvorrichtungen versehen.

Den besten Haftapparat besitzt zweifellos *B. pilosus.* Die

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 905 u. p. 9.

Früchte dieser Pflanze haften, wie man durch Versuche leicht feststellen kann, sehr gut; weniger vollkommen diejenigen von *B. humilis* und *B. atrosanguineus*.

Echinospermum lappula Lehm.

Ähnliche, mit Widerhaken besetzte Emergenzen, wie bei verschiedenen Spezies der Gattungen *Acaena* und *Bidens* sind auch an den Früchten von *Echinospermum lappula* (1)[1]) und anderer Borragineen zu finden. Nur sind in diesen Fällen die Widerhakenzellen so gebaut, daß der basale Teil oft sehr langgestreckt ist und innerhalb der Emergenz verläuft, während der vorspringende Hakenteil kurz ist. Außerdem ist letzterer ziemlich stark gekrümmt und liegt dem Schaft nicht so eng an wie bei *Acaena*, so daß die Emergenzen am Ende kein pfeilartiges, sondern eher ein ankerähnliches Aussehen besitzen.

Die Frucht von *Echinospermum lappula* trägt zahlreiche, ziemlich lange, in Reihen angeordnete säulenförmige Organe, die an der Spitze mit vier Ankerarmen versehen sind und die Aufgabe haben, die Frucht an den Pelz vorbeistreifender Tiere anzuheften.

Was den Haftorganen dieser Pflanze besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, daß sich hier besonders ausgebildete Gelenk- und Arretiervorrichtungen vorfinden, die — ähnlich wie bei den Reusenhaaren von *Aristolochia Clematitis* (14) und *Biophytum proliferum* (15)[2]) — einerseits ein Umlegen des Organes in einer Richtung gestatten und so bei der Berührung mit einem Körper nachgeben, andererseits ein Überbiegen in der entgegengesetzten Richtung verhindern. Die Gelenkebenen der einzelnen Haftorgane nehmen die verschiedensten Richtungen ein, doch wurden auf Querschnitten durch die Frucht mehr mit Gelenk- und Arretiervorrichtungen versehene Organe beobachtet als auf Längs- und Diagonalschniten, so daß es scheint, als ob die Ebenen parallel zur Äquatorialebene der Frucht in dieser Hinsicht bevorzugt sind. Übrigens ist zu erwähnen, daß Gelenk- und Arretiervorrichtung nie voneinander gesondert an den Organen vorkommen, und daß nicht alle Organe diese Doppelvorrichtung besitzen. An kurzen Haftorganen, die gar nicht selten vorkommen, konnte ich sie nicht beobachten; dagegen haben die langen Organe sie meistens. Durch Biegen mit einer Nadel kann man das Funktionieren der Gelenk- und Arretiervorrichtung bei Lupenvergrößerung sehr gut beobachten. — Die Beobachtung zeigt, daß die Haftorgane meist paarweise nebeneinander stehen (Fig. 19), wobei dann gewöhnlich das eine Organ die Bewegungsvorrichtung besitzt, das andere nicht; doch ist in diesem Falle nicht ausgeschlossen, daß die scheinbar unbewegliche Emergenz ebenfalls mit einer solchen Vorrichtung versehen ist, diese aber in einer anderen Ebene liegt. Nicht selten beobachtet man, daß die oben erwähnte paarweise Anordnung fehlt. Es ist aber möglich, daß in solchen Fällen nur eine scheinbare

[1]) Hildebrand, l. c. p. 906.
[2]) Haberlandt, l. c. p. 117, 118.

Ausnahme vorliegt. Denn neben der Basis eines Organes ohne Bewegungsvorrichtung findet sich dann ein Wulst, der genau das Aussehen und den inneren Bau besitzt wie die Gelenk- und Arre-

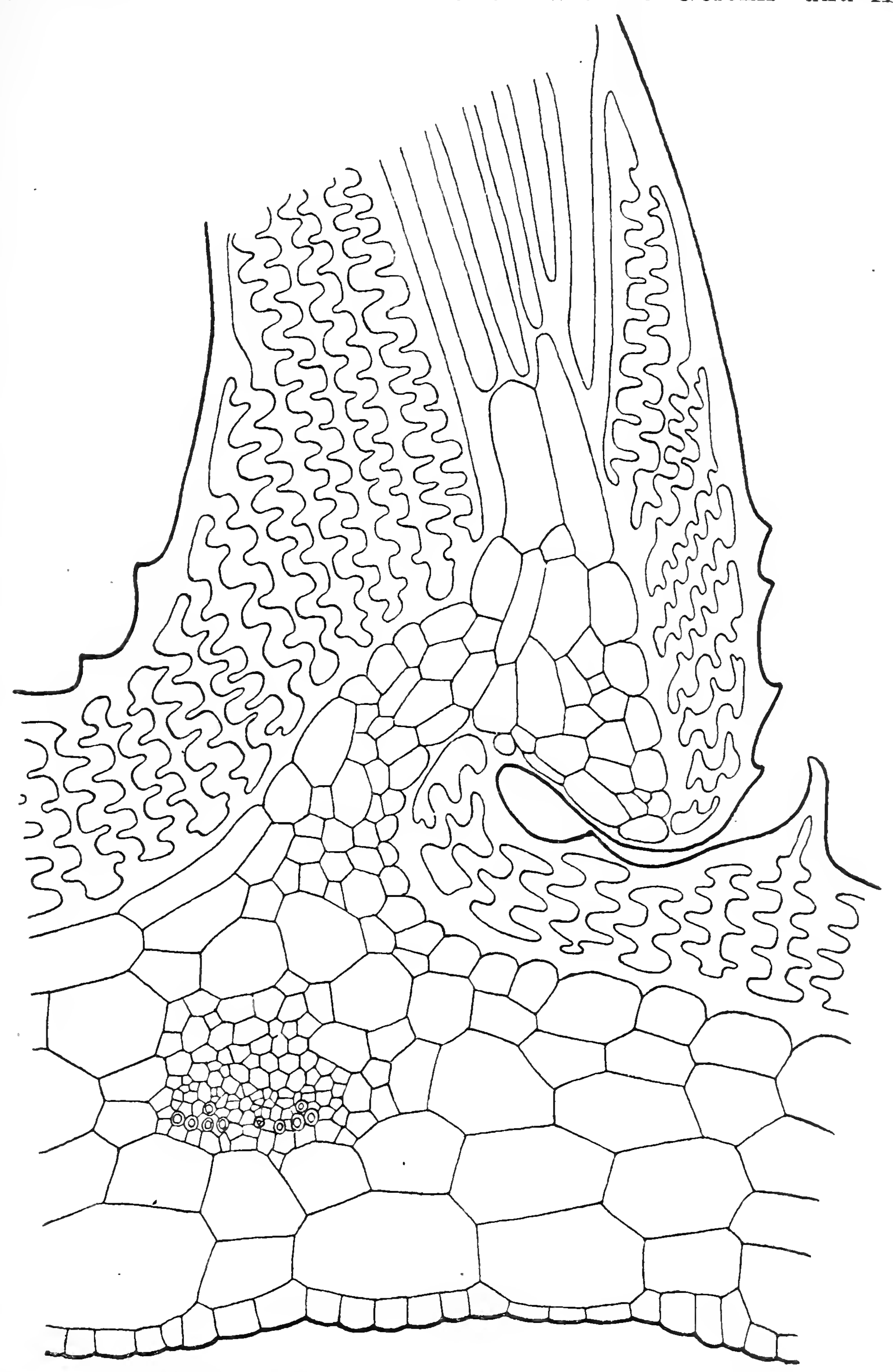


Fig. 20. *Echinospermum lappula.* Längsschnitt durch die Gelenk- und Arretiervorrichtung. Vergr. 220.

tiervorrichtung der Haftorgane. Eine nennenswerte Bedeutung wird diesen Wülsten, die sich an andere Haftorgane anlehnen, wohl nicht zukommen, denn als Arretiervorrichtungen können sie deshalb nicht gut fungieren, weil das nebenstehende Organ viel zu

unbeweglich ist. Offenbar haben wir diese Wülste, die übrigens manchmal auch separat auftreten, als Hemmungsbildungen aufzufassen.

Um den anatomischen Bau der Haftorgane mit den Gelenk- und Arretiervorrichtungen richtig zu beurteilen, ist es notwendig, auch den Bau der Fruchtwand zu studieren; denn da die Organe an der Fruchtwand sitzen und aus ihr entstanden sind, so wird darauf zu achten sein, in welcher Weise für die Festigkeit der Wand selbst gesorgt ist und wie und in welchem Grade die Haftorgane mit der Fruchtwand mechanisch verbunden sind.

Die Fruchtwand (Fig. 20) besteht nur aus wenigen Zelllagen. Die innere Epidermis ist klein und unscheinbar; die Außenwände

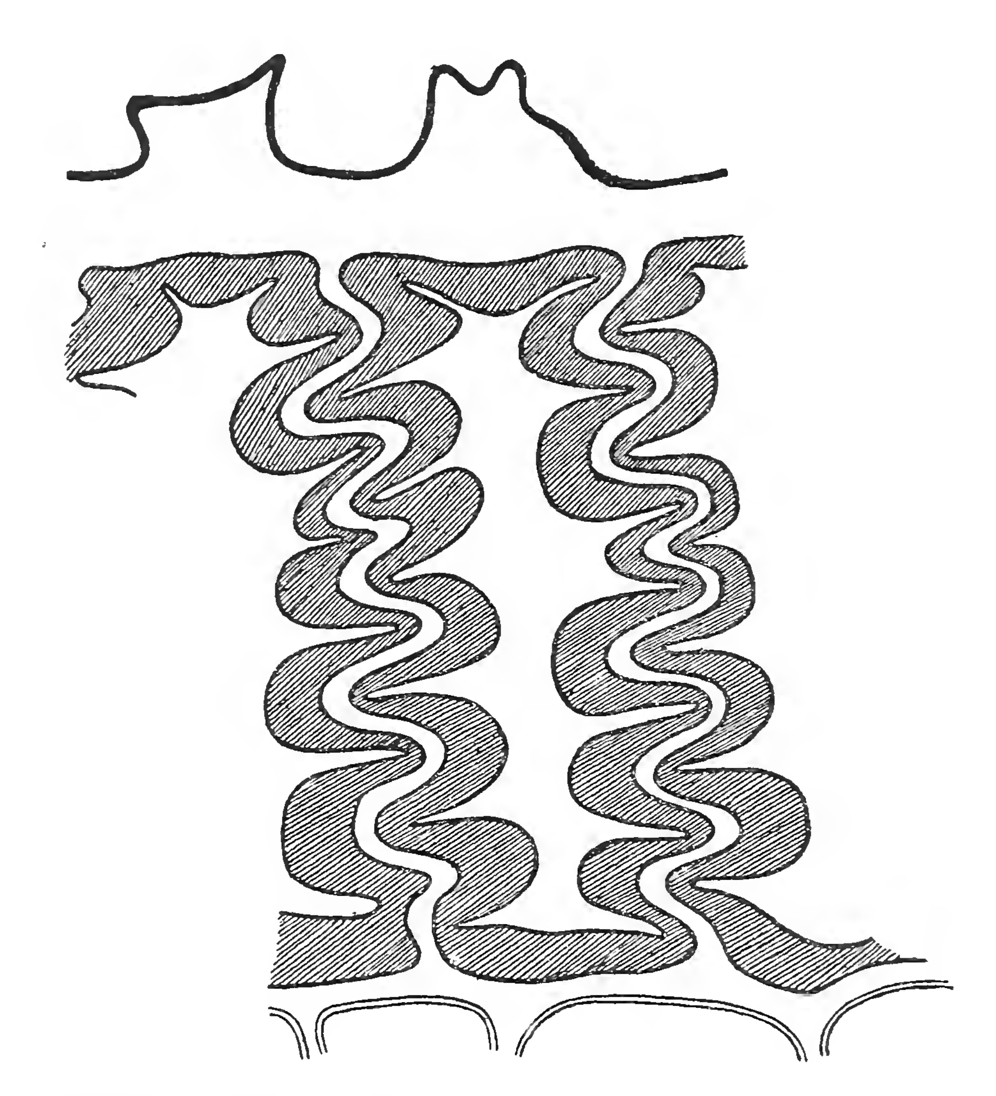


Fig. 21. *Echinospermum lappula.* Längsschnitt durch die Zellen der äußeren Epidermis der Fruchtwand.

der Zellen sind kaum verdickt. Das mittlere Gewebe besteht im wesentlichen aus parenchymatischen, dünnwandigen großen Zellen und ist von Leitbündeln durchzogen. Die äußere Epidermis nimmt ungefähr $^1/_3$ bis $^1/_2$ der Dicke der ganzen Fruchtwand ein, und ihr allein ist die Funktion übertragen worden, für die Festigkeit der Fruchtwand zu sorgen. Sie besteht aus hohen, senkrecht zur Oberfläche der Frucht gestellten Zellen, deren Wände stark verdickt sind. Der Bau dieser Epidermiszellen ist sehr eigenartig; es handelt sich hier nämlich nicht um Zellen mit einfachen, glatten, verdickten Wänden, sondern diese sind in höchst komplizierter Weise miteinander verzahnt. Auf Längsschnitten durch die Epidermiszellen sieht man zunächst, daß die Wände gefaltet sind, so daß

S-förmige Bogen zustande kommen (Fig. 21). Diese Falten besitzt nicht nur die Mittellamelle, sondern auch die sekundären Verdickungsschichten machen diese Biegungen mit und zwar so, daß auf den konvexen Seiten der Bögen die Verdickungen besonders stark sind. So macht es den Eindruck, als sei die ganze Epidermis senkrecht zur Oberfläche stark zusammengepreßt worden. — Die Mittellamelle ist ziemlich schwer zu erkennen; am besten macht man sie sichtbar durch Behandlung mit Chlorzinkjod. Die Verdickungsschichten färben sich dann dunkel-violett, und die Mittellamellen bleiben hell-gelb. Auch bei der Behandlung mit Farbstoffen zeigt sich, daß die Mittellamelle solche nicht aufnimmt. An dieser Stelle sei gleich hinzu gefügt, daß, wie die Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion zeigte, kein Teil der Epidermis verholzt ist. —

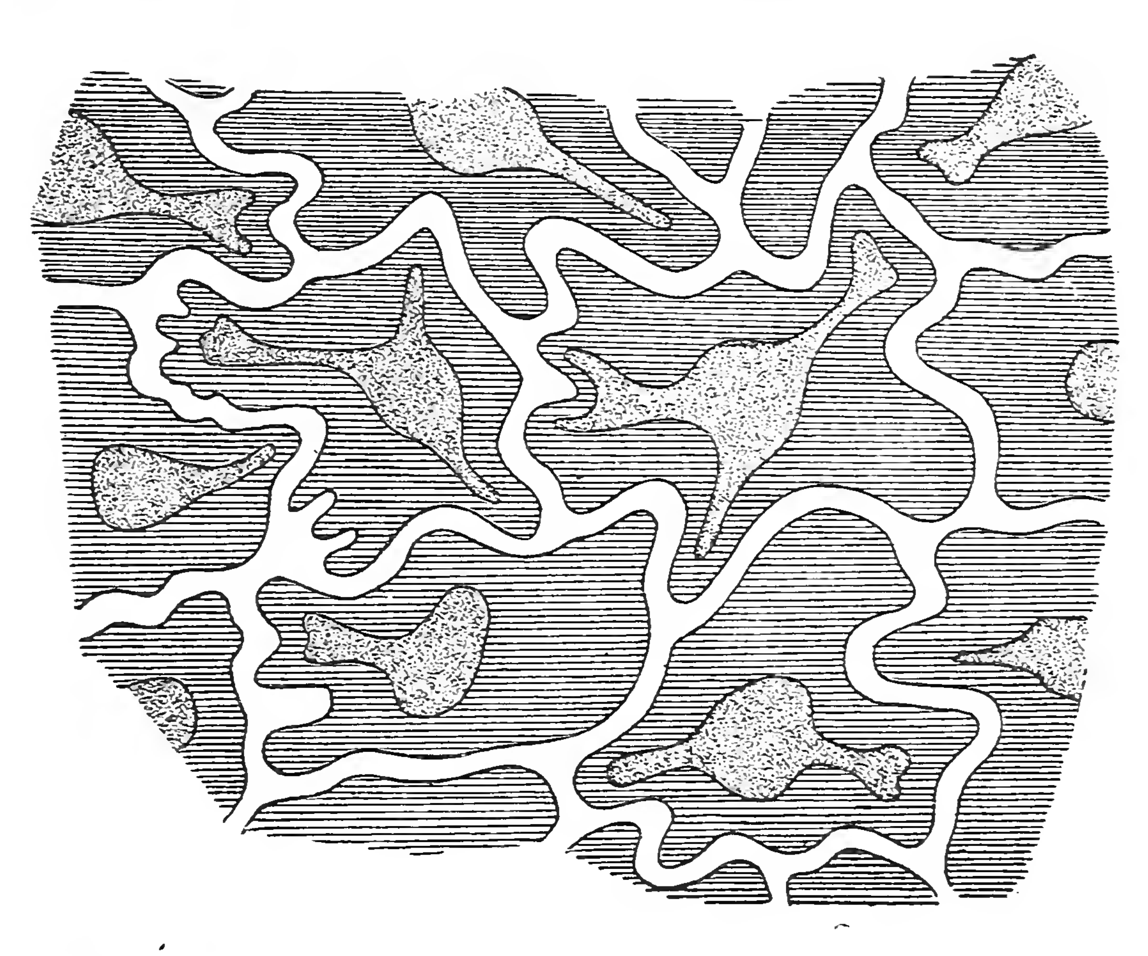


Fig. 22. *Echinospermum lappula.* Querschnitt durch die Zellen der äußeren Epidermis der Fruchtwand.

Um ein genaues Bild von der Form der Epidermiszellen bezw. deren Protoplasten zu erhalten, wurden auch Querschnitte durch diese Zellen angefertigt (Fig. 22) Man beobachtet daran, daß die Zellwände auch senkrecht zu der auf Längsschnitten durch die Zellen beobachteten Wellung gefaltet sind, so daß auch hier Bögen entstehen. Bei oberflächlichem Betrachten erblickt man rundliche bis ovale Zelllumina, jedoch an ganz dünnen Schnitten, zumal nach Einwirkung von Chlorzinkjod beobachtet man, daß vom Lumen bezw. vom Protoplasten zarte Fortsätze ausgehen, die in die Ausbuchtungen der Mittellamelle hinein verlaufen. Ist diese Ausbuchtung zweizipfelig, so ist der Fortsatz gegabelt, und in jeden Zipfel läuft ein Gabelast hinein. Diese Plasmafortsätze sind nicht mit den plasmatischen Auskleidungen von Tüpfelkanälen zu verwechseln. Nicht in alle Ausbuchtungen eines Querschnittbildes führen Plasma-

zipfel hinein, doch bemerkt man beim Hin- und Herdrehen der Mikrometerschraube leicht, daß Zipfel verschwinden und andere auftauchen. Es liegt dies daran, daß vom Protoplasten in verschiedener Höhe in radialer Richtung ausstrahlen, die in Ausstülpungen der Zellwand hineinlaufen. — Daß der hier beschriebene Bau der Epidermiszellen der Wirklichkeit entspricht, zeigt sich einwandfrei, wenn man die Protoplasten aus ihrem Verbande löst. Dies geschah dadurch, daß die Längsschnitte der langsamen Einwirkung von verdünnter Schwefelsäure ausgesetzt wurden. Dadurch wurden die Mittellamellen wie auch die sekundären Schichten aufgelöst, und die Protoplasten lagen isoliert vor. Diese färben sich intensiv mit Anilin-Blau; nach einem solchen Präparat ist Fig. 23 angefertigt. Der Protoplast besteht demnach aus einem langen zylindrischen axilen Teil, von dem allseitig in verschiedener Höhe mehr oder weniger lange, an den Enden nicht selten gegabelte Fortsätze ausgehen.

Die Epidermiszellen sind also miteinander verzahnt. Durch die starke Aussackung der Wände und die dadurch bedingte Vergrößerung der Berührungsfläche muß die Festigkeit des Zellverbandes um ein Bedeutendes erhöht werden. Während die Festigkeit der Fruchtwandungen bei *Medicago*, *Hedysarum* u. a., wie v. Höhnel u. a. schon beobachtet haben, dadurch erreicht wird, daß die Wände aus mehreren sich kreuzenden Schichten prosenchymatischer Zellen bestehen, findet hier das Prinzip der Verzahnung seine Anwendung. Eine Verzahnung der Epidermis mit dem darunter liegenden Gewebe, wie es v. Höhnel (10) bei den Spelzen verschiedener Gräser nachgewiesen hat, wo die hypodermalen Bastzellen mit Fortsätzen versehen sind, die in entsprechende Vertiefungen der Epidermiswandungen eingreifen, ist bei *Echinospermum* nicht vorhanden. Wie außerordentlich fest die Fruchtwand von *Echinospermum* ist, kann man leicht sehen, wenn man versucht, das Gewebe mit der Pinzette zu zerreißen.

Jede Epidermiszelle besitzt auf der sehr starken Außenwand einen Höcker, der seinerseits wieder kleinere Höcker trägt.

Was nun den Bau der Haftorgane selbst betrifft, so bestehen diese aus einem sich konisch verjüngenden Zellkomplex, der in seinem zentralen Teil aus dem zwischen den Epidermen der Fruchtwand gelegenen Gewebe besteht, und aus einem peripheren Teil, der von den Zellen der äußeren Epidermis gebildet wird (Fig. 24). Die Epidermiszellen behalten die Richtung, die sie in der Fruchtwand hatten, zunächst bei, wobei sie gleichzeitig an Länge zunehmen müssen. Die in die Haftorgane eintretenden Zellen sind im oberen Teil nicht verzahnt und zeigen hier gewöhnliche glatte Wände. Auch hier hat jede Zelle auf der Außenwand einen kleinen Höcker. Die am Ende des Haftorganes befindlichen Epidermiszellen — es sind gewöhnlich vier, selten fünf — sind zu einem nach unten gerichteten Haken ausgewachsen, so daß das Organ am Ende einen vierarmigen Anker trägt. Die Wände, welche die sehr spitzen Haken bilden, sind ziemlich stark. Man unterscheidet nach Behandlung mit Chlorzinkjod an ihnen sehr deutlich im Innern

eine sehr dünne, in ungefärbtem Zustande hell grün-blau erscheinende Lamelle, aus Zellulose bestehend, darüber eine starke, sich schwach violett färbende Schicht, dann folgt eine etwas schwächere

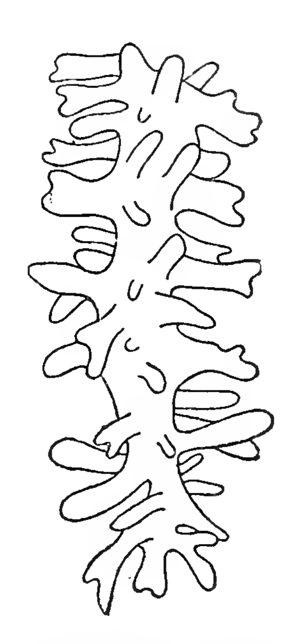


Fig. 23. *Echinospermum lappula.* Isolierter Protoplast aus der äußeren Epidermis der Fruchtwand. Vergr. 750.

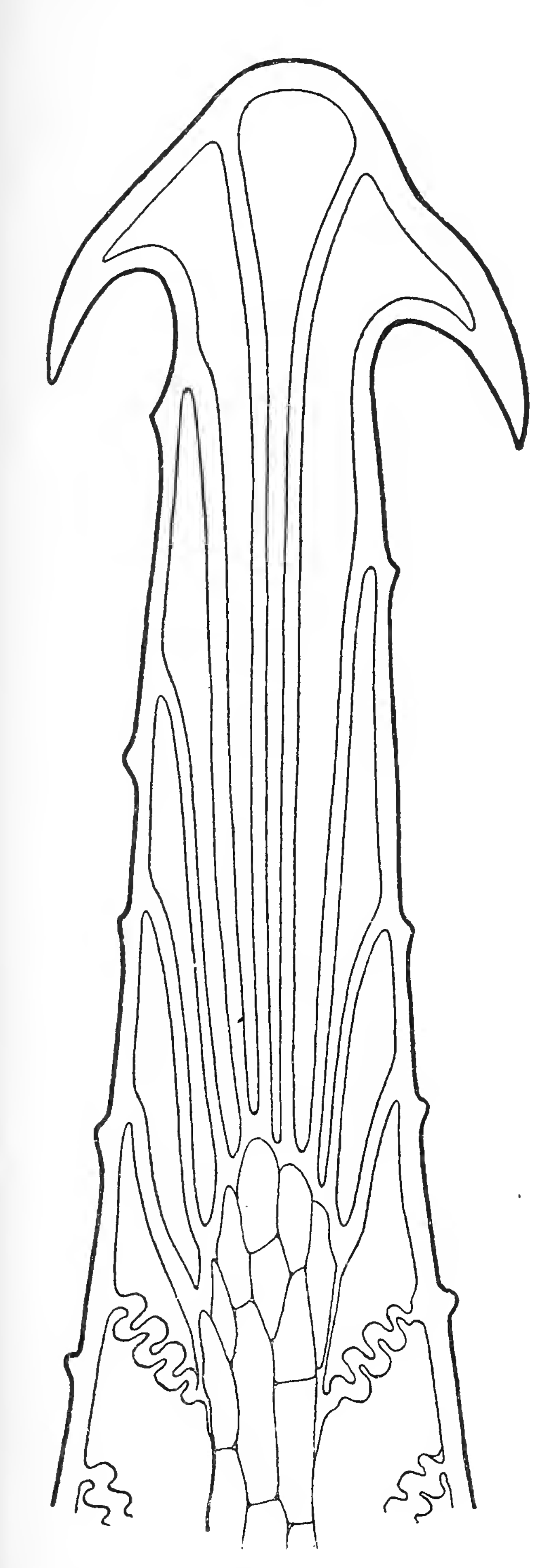


Fig. 24. *Echinospermum lappula.* Vergr. 109.

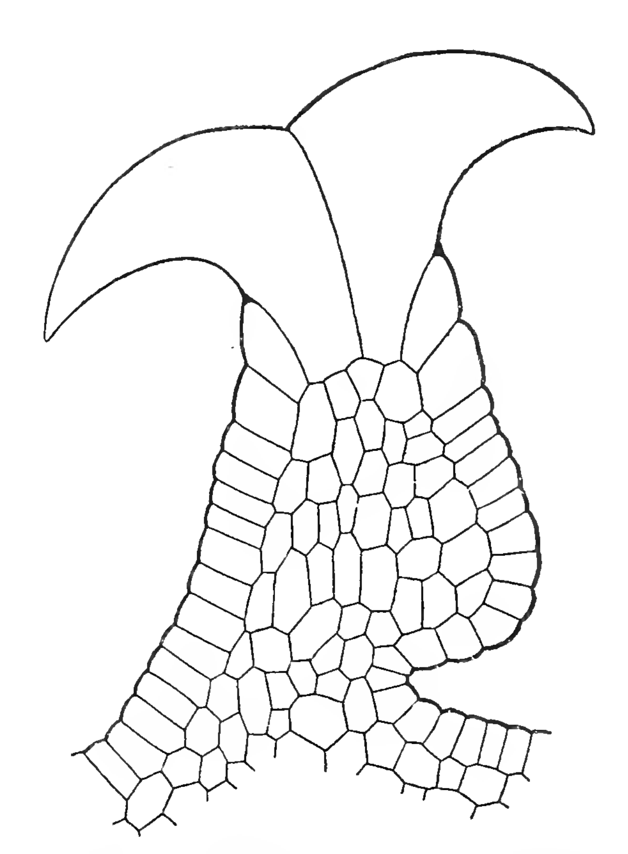


Fig. 25. *Echinospermum lappula.* Vergr. 170.

gelbe Schicht, die nach außen von einer kräftigen, scharf markierten Cuticula abgegrenzt wird. Wie die Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure zeigt, sind die äußeren Schichten des Hakens stark cutinisiert. — Während die langen Haftorgane im Innern das be-

schriebene kleinzellige, dünnwandige Gewebe enthalten, bestehen die kurzen ausschließlich aus Epidermiszellen, so daß es sich hier nicht mehr um typische Emergenzen handelt.

Die Gelenk- und Arretiervorrichtung kommt dadurch zustande, (Fig. 20) daß die Emergenzen erstens an der Basis eine einseitige Einschnürung besitzen und zweitens oberhalb dieser Einschnürung mit einem Wulst versehen sind, der bei der Normalstellung des Haftorganes der Fruchtwand aufliegt. Auffallend ist, daß zwischen den dickwandigen, mit den beschriebenen Verzahnungen versehenen Epidermiszellen an der Stelle der Einschnürung gewöhnliche, niedere Epidermiszellen auftreten, deren Außenwände nur schwach verdickt sind, während die Seiten- und Innenwände ganz zart bleiben. Infolgedessen besteht die Gelenkstelle nur auf einer Seite aus mechanischem Gewebe, auf der anderen aber nur aus dünnwandigen Elementen, wodurch die Beweglichkeit der Haftorgane bedeutend erhöht wird. — Von dem beschriebenen Bau der Haftorgane finden sich gar nicht selten Abweichungen. So erheben sich zuweilen die Haftorgane nicht weit über die Fruchtwand, außerdem wachsen in diesem Falle dann sehr häufig nicht alle vier Epidermiszellen, sondern weniger, manchmal nur eine Epidermiszelle zu Haken aus und zwar entweder rechtwinklig oder gebogen, seitwärts oder nach oben, so daß sehr mannigfache Gebilde zustande kommen können. Gelegentlich kommt es vor, daß die Haftorgane zwar lang auswachsen und den Anker bilden, aber es sind dann nicht nur die vier oberen Zellen zu Haken ausgewachsen, sondern auch eine, zwei oder auch alle unmittelbar darunter liegenden Zellen, so daß unter den vier Haken noch einmal vier liegen und so zwei Anker unmittelbar hintereinander auftreten. Auch hierbei kann man wieder die verschiedensten Unregelmäßigkeiten beobachten.

Es möge noch kurz auf die Entwickelungsgeschichte dieser merkwürdigen Haftorgane eingegangen werden. — Die ersten Anlagen der späteren, so komplizierten Organe zeigen sich in wenigzelligen Höckern, die sich etwa halbkugelig über die Oberfläche der Frucht erheben und deutlich das zentrale Gewebe von der Epidermis unterscheiden lassen. Sie liegen ziemlich eng aneinander und werden erst später durch das Flächenwachstum der Fruchtwand voneinander entfernt. Aber schon in diesem Zustande kann man das paarweise Auftreten der Anlagen nicht selten beobachten. Diese halbkugeligen Höcker beginnen sich alsbald zu strecken, so daß sie in die Form eines abgestumpften Kegels übergehen. In diesem Entwickelungsstadium beginnt das Auswachsen der oberen Zellen, und zwar sind die Spitzen der auswachsenden Epidermiszellen zunächst nach oben gerichtet. Bald, unter ständigem Längenwachstum des ganzen Organes, neigen sich ihre Spitzen nach unten, so daß die Endform im wesentlichen erreicht ist.

Was nun die Entwickelung der Gelenk- und Arretiervorrichtung anlangt, so lehren die Präparate, daß der halbkugelige Höcker einseitig stärker wächst und dadurch sich zur Seite neigt. Wächst nun der obere Teil nicht weiter empor und unterbleibt auch das Auswachsen der Epidermiszellen, so gehen daraus später die schon

oben als Hemmungsgebilde ausgesprochenen Wülste hervor, wachsen dagegen die Höcker nach oben und bilden sich die betreffenden Epidermiszellen zu Haken aus, so entstehen zunächst Stadien, wie sie Fig. 25 zeigt, und später daraus die oben beschriebenen mit Gelenk- und Arretiervorrichtung versehenen Haftorgane. In allen den besprochenen Entwickelungsstadien war eine Faltung der antiklinen Epidermiswände noch nicht zu beobachten. Erst an etwas älteren Stadien, nachdem schon bedeutendes Längenwachstum eingetreten ist, bemerkt man, und zwar auf Längs- wie auf Querschnitten durch die Epidermis, daß die antiklinen Wände ganz schwach gewellt sind.

Ganz ähnlich gebaute Haftorgane, wie sie bei *Echinospermum*

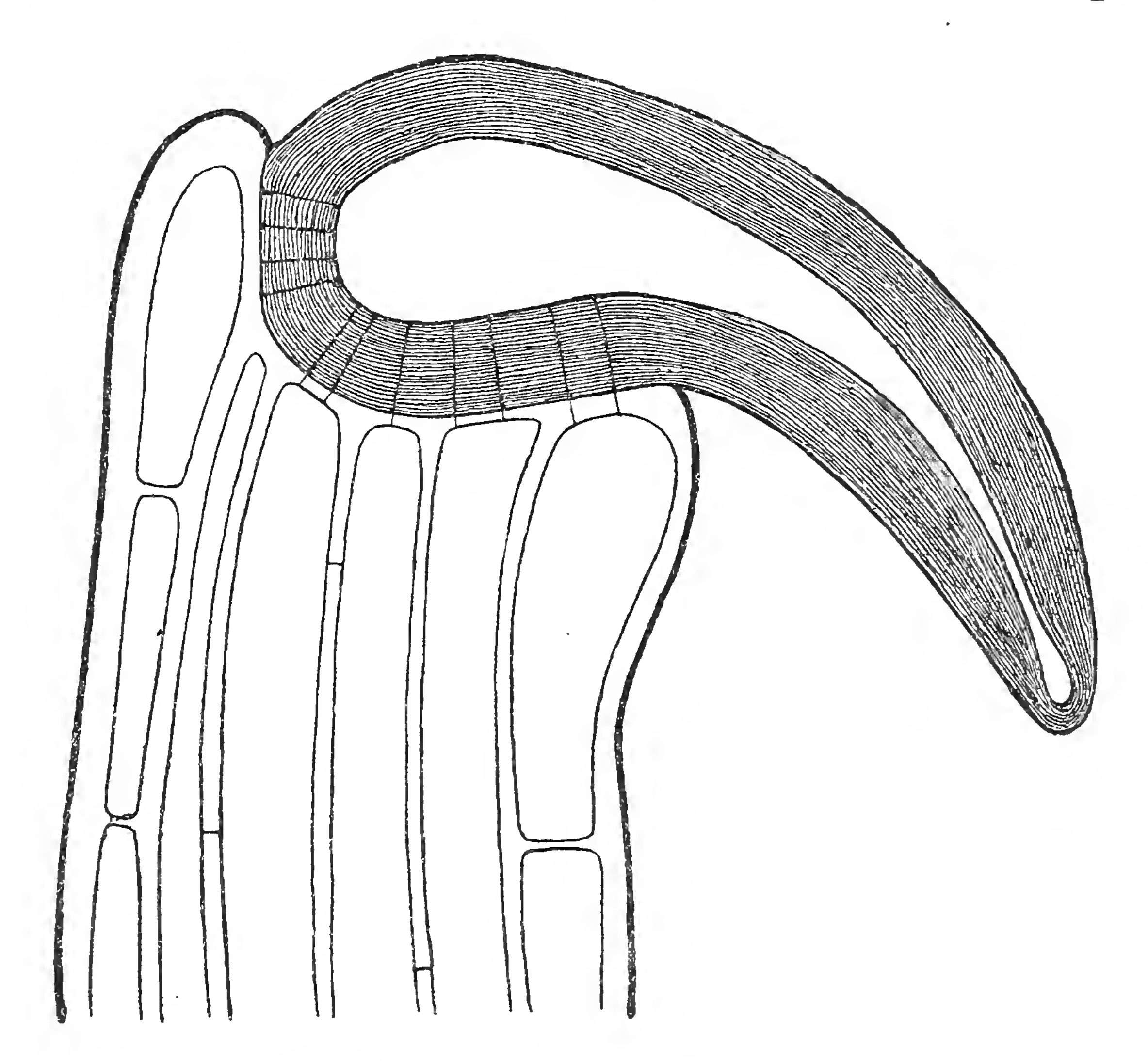


Fig. 26. *Ranunculus arvensis*. Opt. Schnitt. Vergr. 220.

lappula vorkommen, habe ich bei *Lindelofia longiflora* Benth. gefunden. Nur fehlen hier die sonderbaren Gelenk- und Arretiervorrichtungen, ebenso auch bei den von Haberlandt untersuchten, sonst ebenfalls ähnlich gebauten Hafteinrichtungen von *Cynoglossum cheirifolium* (6)[1]).

Ranunculus arvensis L.

Während bei *Acaena, Echinospermum* u. a. am Ende der Emergenz mehrere besonders konstruierte Zellen stehen, die der Haftfunktion dienen, indem sie als Widerhaken fungieren, kommt es auch vor, daß an der ganzen Emergenz nur eine einzige Zelle,

[1]) Haberlandt, l. c. p. 189.

die dann durch besondere Größe, Form, Beschaffenheit der Wände und Stellung ausgezeichnet ist, der Haftfunktion dienstbar gemacht wird. Solch ein Fall, wie er von Hildebrand (1)[1]) bei *Caucalis daucoides* beobachtet und zuerst von Haberlandt (6)[2]) eingehend untersucht wurde, findet sich auch bei *Ranunculus arvensis* vor.

An den Kanten und auf den Flächen der Früchte dieser Pflanze stehen im Verhältnis zur Frucht lange, mit sehr breiter Basis aufsitzende, dann sich stark verjüngende Emergenzen. Sie haben im unteren Teile einen länglichen Querschnitt, der weiter oben schließlich kreisrund wird. Die Emergenz besteht im Innern aus prosenchymatischen Zellen mit mäßig dicken Wänden. Im oberen Teile des Schaftes besitzen die Wände dieser Zellen wenige einfache Tüpfel, im unteren dagegen zahlreiche; man kann diese Zellen ähnlich wie bei *Sanicula* als Übergangsformen zu den wasserleitenden Elementen auffassen. Bis etwa zur Mitte des Schaftes laufen zwei nach oben konvergierende Leitbündel, die aus Spiral- und Tüpfeltracheiden bestehen. Im unteren Teil der Emergenz liegt zwischen der mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis, deren Zellen dort stark vorgewölbte Außenwände zeigen, und dem mechanischen Gewebe ein Assimilationsgewebe, welches aus unregelmäßigen, an Schwammparenchymzellen und Armpalisaden erinnernden Zellen besteht. Am Ende der Emergenz sitzt eine senkrecht zur Längsrichtung derselben orientierte gebogene Epidermiszelle (Fig. 26). Der basale Teil derselben wird von den endständigen Epidermiszellen des Schaftes umschlossen, so daß die Haftzelle wie ein Stein in der Fassung eingebettet ist. Die den Rücken der Hakenzelle begrenzenden Epidermiszellen reichen höher hinauf als die übrigen. Die gebogene Haftzelle richtet ihre ziemlich scharfe Spitze schräg nach unten; sie besitzt eine außerordentlich starke, sehr fein geschichtete Wand. Das Lumen der Zelle läuft nach der Spitze in eine enge Röhre aus, hat aber am Ende eine kleine birnenförmige Erweiterung. Der Stoffverkehr zwischen der Hakenzelle und den angrenzenden Zellen wird durch zahlreiche einfache Tüpfel möglich gemacht.

Die Wand der Hakenzelle färbt sich mit Chlorzinkjod intensiv gelb; wie Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion ergibt, ist sie stark verholzt. — Die Früchte von *Ranunculus arvensis* haften sehr gut.

---

[1]) Hildebrand, l. c. p. 905.
[2]) Haberlandt, l. c. p. 188.

Literatur.

1. Hildebrand, F., Über die Verbreitungsmittel der Pflanzenfrüchte durch Haftorgane. (Bot. Zeitg. 1872. p. 885.)
2. — Über einige gewebeartige Pflanzenhäute. (Bot. Zeitg. 1872. p. 472.)
3. — Über die Verbreitungsmittel der Compositenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872. p. 9.)
4. — Über die Verbreitungsmittel der Gramineenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872. p. 869.)
5. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. Bd. 2. Leipzig u. Wien 1891. p. 806 ff.)
6. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. IV. Leipzig 1909. p. 186 ff.
7. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899.
8. Majurski, P., Kurze Notiz über gewebeartige Pflanzenhäute. (Bot. Zeitg. 1873. p. 24.)
9. Kraus, G., Über den Bau trockener Pericarpien. (Pringsh. Jahrb. V. 1866—67. p. 83.)
10. v. Höhnel, F., Über eine eigentümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis, und: Vergleichende Untersuchung der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehungen zum Hypoderma. (Beide Arbeiten finden sich in: F. Haberlandt, Wissenschaftl. u. prakt. Untersuch. a. d. Geb. d. Pflanzenbaues. Bd. I. Wien 1875.)
11. v. Mohl, H., Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. (Bot. Zeitg. 1860. p. 275.)
12. Fitting, H., Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. 49. 1911. p. 244.)
13. Löwi, E., Untersuchungen über die Blattablösung und verwandte Erscheinungen. (Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien. math.-nat. Cl. Bd. I. p. 116. 1907. p. 983.)
14. Correns, C., Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochia-Blüte. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXII. 1891.)
15. Haberlandt, G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. 2. Aufl. Leipzig 1906. p. 117, 118.

Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen.

Von

Hermann Farenholtz.

Die Verschiedenheiten, welche zwischen Laubblättern sonnigen Standorts („Sonnenblättern") und solchen schattigen Standorts („Schattenblättern") hinsichtlich ihrer Größe und ihres inneren Baues bestehen, sind seit den grundlegenden Arbeiten Stahls wiederholt Gegenstand sorgfältiger Studien gewesen. Verhältnismäßig wenig ist dagegen die Frage untersucht worden, ob auch die Sproßachsen je nach der ihnen zuteil werdenden Lichtmenge Unterschiede der Gestalt und des Baues zeigen. Zwar finden sich auch hierüber einige Angaben; doch betreffen diese entweder nur krautige Pflanzen, oder sie beschränken sich auf Einzelfragen. Es erschien daher aussichtsreich, mit der gleichen Fragestellung, wie sie den Blättern gegenüber angewandt worden ist, an die Sproßachsen heranzutreten; und ich widmete mich auf den Rat meiner Lehrer, der Herren Geheimrat Reinke und Professor Nordhausen, dieser Aufgabe.

In erster Linie handelt es sich darum, Sproßachsen, die einesteils möglichst sonniger, anderenteils möglichst schattiger Lage entstammen, anatomisch zu vergleichen. Dabei bieten die Holzpflanzen, auf die ich mich völlig beschränkte, den großen Vorteil, daß das Vergleichsmaterial stets ein und demselben Individuum entnommen werden kann. Bei solchem Vorgehen sind wir berechtigt, alle beobachteten Strukturunterschiede allein auf die Verschiedenheit der Beleuchtung und, in zweiter Linie, der Temperatur und Luftfeuchtigkeit zurückzuführen. Die Zuverlässigkeit der Ergebnisse wird also zweifellos größer sein als bei dem früher schon vielfach ausgeführten Vergleich von Pflanzen verschiedener Standorte; können doch bei einem solchen sowohl Verschiedenheiten der Bodenverhältnisse, vor allem der Bodenfeuchtigkeit, wie auch individuelle bezw. Rassenunterschiede zwischen den untersuchten Pflanzen störend mitwirken — ganz abgesehen von

dem noch bedenklicheren Vergleich verschiedener Arten. Ein Vorteil liegt in unserem Verfahren auch gegenüber der verschiedentlich vorgenommenen Vergleichung von Sonnen- und Schattenseite, bezw., bei plagiotropen Sprossen, von Ober- und Unterseite einer Achse: hier sind es die erblichen Merkmale eines dorsiventralen Sproßbaues, die in vielen Fällen an der Eindeutigkeit der Ergebnisse zweifeln lassen.

Die Untersuchung erforderte gewisse erschwerende und zeitraubende Vorsichtsmaßregeln. Insbesondere war es unerläßlich, den Einfluß innerer Faktoren, vor allem den sich durch Heterotrophien[1]) verschiedener Art kundgebenden Einfluß der Sproßdorsiventralität, ferner die spezifischen Unterschiede zwischen Langtrieben und Kurztrieben mit zu studieren. Ich durchforschte daher nur eine Pflanze, nämlich die Buche, vollständig und zog nur bei verschiedenen Einzelfragen andere Holzpflanzen zum Vergleich heran. — Es ergab sich gleichsam von selbst, daß auch die Winterknospen der Buche in den Bereich unserer Betrachtung gezogen wurden, wogegen die schon so häufig behandelte Anatomie der Blätter beiseite blieb. Jedoch erschien es erwünscht, einige auf die äußere Form von Sonnen- und Schattenblättern bezügliche Fragen neu zu prüfen, da betreffs ihrer in der jüngsten Literatur verschiedene Widersprüche zu Tage getreten sind. So habe ich insbesondere der Frage der Asymmetrie der Blätter meine Aufmerksamkeit zugewandt. Hierbei war es nicht angängig, daß ich mich auf die Buche beschränkte; ich zog daher andere Laubbäume, vor allem die Ulme, mit heran.

Historisches.

Sehr zahlreich sind die Abhandlungen, welche, ganz allgemein, die typischen Bewohner stark besonnter, trockener Standorte mit denen schattiger, feuchter Standorte vergleichen. Es erübrigt sich jedoch, auf diese umfangreiche Xerophyten- und Hygrophyten-Literatur im einzelnen einzugehen, da für unsere Zwecke schon die zusammenfassenden Darstellungen in den Werken von Warming und Schimper genügen. Denn für uns ist nur der eine Punkt von Interesse, daß wir erwarten können, die bei den soeben genannten ökologischen Grenztypen nachgewiesenen Charaktere in vermindertem Grade bei Sprossen, die unter verschiedenen Licht-, Wärme- und Feuchtigkeitsbedingungen erwachsen sind, wiederzufinden. Hierauf werde ich weiter unten zurückkommen.

---

[1]) Den von Wiesner eingeführten Ausdruck „Heterotrophie“ wende ich in weitestem Sinne an und verstehe darunter jede quantitative wie auch qualitative Verschiedenheit, die — gleichviel ob in primären oder sekundären Geweben — zwischen Ober- und Unterseite eines dorsiventralen Sprosses besteht.

Wichtiger sind diejenigen Untersuchungen, welche artgleiche Individuen, die unter verschiedenen Lebensbedingungen gewachsen sind, gegenüberstellen. Kohls Werk über die Transpiration kommt hier in erster Linie in Betracht. Kohl (S. 99 u. f.) fand bei Krautpflanzen erhebliche Unterschiede im Bau der Achsen artgleicher Individuen, je nachdem diese, unter sonst gleichen Umständen, in trockener oder feuchter Luft gehalten waren, d. h. je nachdem sie stark oder schwach transpiriert hatten. Die Stengel der stark transpirierenden Pflanzen zeigten eine kräftige Kutikula, radial gestreckte Epidermiszellen, mehrschichtiges, lückenloses, dickwandiges Kollenchym, quantitativ mächtig entwickeltes Sklerenchym, zahlreiche und weite Gefäße. Die schwach transpirierenden, in feuchter Luft lebenden Exemplare besaßen dagegen eine sehr dünne Kutikula, tangential gestreckte Epidermiszellen, wenigschichtiges, zartes, oft interzellularenhaltiges Kollenchym, wenig Sklerenchym, weniger zahlreiche und engere Gefäße.

Diese Abweichungen der Gewebestruktur spiegeln, sehr abgeschwächt, die Kennzeichen der Xerophyten und der Hygrophyten wieder. Denn der xerophile Achsenbau ist ja, nach Schimper (II, S. 7), unter anderem durch starke Kutikula, Reduktion der Interzellularen und Zunahme des Sklerenchyms und der Gefäße ausgezeichnet. Wenn Warming (S. 208) außerdem angibt, daß das Holz der saftarmen Xerophyten — in Wechselbeziehung zu deren schwacher Transpiration — enge Gefäße besitze, während Kohl in trockener Luft weite Gefäße fand, so erklärt sich dieser Gegensatz zweifellos daraus, daß Kohls Versuchspflanzen sämtlich einer verhältnismäßig größeren Bodenfeuchtigkeit als die typischen Xerophyten teilhaftig waren. Hierauf hinzuweisen erscheint deshalb wichtig, weil bei meiner Untersuchungsmethode die Dinge ganz ähnlich wie bei Kohl liegen, da die verschiedenen Sprosse eines Baumes von einem einheitlichen Wurzelsystem mit Wasser — und zwar in hinreichendem Maße — versorgt werden und sich nur hinsichtlich der atmosphärischen (klimatischen) Faktoren unterscheiden. Zu verschiedener Luftfeuchtigkeit tritt hier jedoch als weiterer sehr wesentlicher Faktor die Verschiedenheit der Lichtstärke hinzu, weshalb der Unterschied in dem Betrage des verdunsteten Wassers ganz besonders groß sein muß. In der Tat fand Hesselman (S. 441) bei Sonnensprossen eine gegen Schattensprosse um das sechs- bis zehnfache gesteigerte Transpiration. Demgemäß sind denn auch die Sonnensproßachsen viel dicker als Schattensproßachsen und enthalten, wie de Bois (S. 3) gefunden hat, weit mehr sekundäres Holz und somit Wasserleitungsbahnen als letztere. Die Arbeit von de Bois ist übrigens fast ausschließlich den Blättern gewidmet; sie enthält über Sproßachsen und Knospen nur wenige kurze Angaben.

Schließlich sei noch eine ernährungsphysiologische Angabe erwähnt. Schimper (I) fand, daß Kalziumoxalat in weit größerer Menge im Rindenparenchym von Sonnensproßachsen abgelagert wird als in dem von Schattensproßachsen.

Von den Arbeiten, die sich mit den anatomischen Unterschieden von Sonnen- und Schattenseite einer Achse beschäftigen, seien zunächst die das Assimilationsgewebe betreffenden genannt. Nach Pick zeigen die Achsen arm- bezw. kleinlaubiger Pflanzen, wie *Polygonum aviculare, Jasminum fruticans, Spartium*-Arten stets auf der hellbeleuchteten Seite palisadenförmige Assimilationszellen, auf der beschatteten aber rundliche. Ähnliches gibt A. Nielsson von anderen krautigen Pflanzen an.

Was das Periderm betrifft, so entdeckte Douliot (I und II), daß dasselbe bei vielen Holzpflanzen früher und reichlicher auf der besonnten als auf der beschatteten Seite der Achsen auftritt.

Mit Blütenstandachsen hat sich Ricôme beschäftigt. Er kommt auf Grund seiner Forschungen über deren Symmetrieverhältnisse zu dem Ergebnis, daß die vorhandenen Unterschiede zwischen der Oberseite und der Unterseite zum großen Teile vom Einflusse des Lichtes herrühren. Leider zeigt sich aber die Unmöglichkeit, den Anteil des Lichtes von dem der Schwerkraft abzugrenzen. Auch ist nicht immer zu entscheiden, welche Rolle die Stellungsverhältnisse der Achsen und die ihnen korrelativ verbundenen Strukturunterschiede spielen.

Dasselbe ist der Fall bei den ziemlich zahlreichen Studien, die sich mit dem exzentrischen Dickenwachstum der Baumäste beschäftigen. Ich erinnere nur an die Arbeiten Wiesners (I, III, IV), N. J. C. Müllers (S. 521 u. f.), Mers, Ursprungs. Wenngleich in einzelnen Fällen ein Einfluß des Lichtes als nachgewiesen gelten kann, so wirken doch fast immer äußere und innere Faktoren zusammen, weshalb wir von einer Klarheit in diesen Dingen noch weit entfernt sind.

Hiermit dürften die vorliegenden Angaben, soweit sie die Sproßachsen betreffen, erschöpft sein.[1]) So viel geht aus ihnen hervor, daß die anatomischen Unterschiede an der Sproßachse weit weniger in die Augen fallend sind als an den Blättern und offenbar auch deshalb so viel weniger Beachtung gefunden haben. Sagt doch schon Areschoug (S. 514): „Der Stamm scheint überhaupt, abgesehen von der Korkbildung und der Verholzung, keinen größeren vom Klima abhängigen Veränderungen unterworfen zu sein.“ Wenngleich diese Äußerung heute nicht mehr ganz zutreffend erscheint, so kann ich doch auch hinsichtlich meiner eigenen Untersuchungen schon jetzt bemerken, daß die von mir gefundenen Unterschiede nicht immer sehr auffällig und vielfach nur bei genauer anatomischer Prüfung erkennbar sind.

Daß immerhin bei einzelnen Pflanzen auch äußerlich sichtbare Unterschiede auftreten, dafür gibt *Evonymus alata* ein Beispiel. Dieser Strauch trägt auf den jüngeren (ein- bis dreijährigen) Achsen sehr auffallende Peridermflügel. Man kann nun leicht die Feststellung machen, daß diese Flügel auf Achsen be-

---

[1]) Bezüglich der sich auf Knospen und Blätter beziehenden Einzelfragen soll die Literatur später, im Zusammenhange mit meiner Untersuchung, behandelt werden.

sonnter Sprosse unverhältnismäßig viel höher als auf Schattensproßachsen sind — eine Tatsache, auf die meines Wissens bisher nicht hingewiesen worden ist. Gleichwohl wählte ich nicht *Evonymus,* sondern die Buche als Untersuchungsobjekt, da dieser Baum in Bezug auf seine Anpassungsfähigkeit an Licht und Schatten eine der bestuntersuchten Pflanzen ist.

Material und Methode.

Als Material standen mir einige ältere Buchen im Kieler Botanischen Garten zur Verfügung; auch konnte, wenn nötig, auf die Buchen der Wälder Kiels zurückgegriffen werden. — Ich untersuchte einjährige Sprosse, einesteils im Frühsommer (Mitte Juni), zu einer Zeit, wo das Längenwachstum beendet ist, das Dickenwachstum aber noch andauert, anderenteils im Herbst, nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode. Bei bestimmten Fragen, insbesondere den auf den Holzteil bezüglichen, zog ich auch zwei- und mehrjährige Sprosse heran. Im Hinblick auf gewisse Punkte wurden sämtliche Internodien einzeln durchmustert; im allgemeinen aber genügte ein Querschnitt, der etwa in der Mitte des Sprosses — genauer in dem von den größten Blättern umschlossenen Internodium — entnommen wurde. Um hierbei dem störenden Einfluß der Blattspuren möglichst zu entgehen, führte ich den Schnitt ganz unten im Internodium und wählte, wenn es sich um Kurztriebe handelte, solche aus, deren Internodien immerhin einige Millimeter Länge hatten.

Sehr wichtig war es, die Oberseite und die Unterseite der Sprosse unterscheidbar zu machen. Denn alle Buchensprosse sind ausgesprochen dorsiventral gebaut, und diese Tatsache kommt nicht nur in ihrer eigenartigen, trapezförmigen Querschnittgestalt, sondern, wie ich ausführen werde, auch in feineren histologischen Unterschieden zum Ausdruck. Obwohl nun die besagte Querschnittgestalt es ermöglicht, die morphologische Oberseite eines Buchensprosses sofort herauszufinden, wurde doch, schon um eventuelle Internodiendrehungen als solche feststellen zu können, in allen Fällen die physikalische Oberseite des Sprosses durch einen Einschnitt gekennzeichnet. Nur solche Strukturabweichungen durfte ich ja auf Rechnung des Lichtes setzen, welche sich beim Vergleich von Ober- mit Oberseite, Unter- mit Unterseite ergaben. Dabei zeigte sich mehrfach, daß die zwischen der Ober- und der Unterseite desselben Sprosses vorhandenen Unterschiede denen ähnlich waren, die beim Vergleich von Sonnen- und Schattensprossen zu Tage traten, ein Ergebnis, das verständlich ist, da ja offenbar in beiden Fällen die gleichen Ursachen mit beteiligt sind.

Ein weiterer Punkt, der besondere Aufmerksamkeit erheischte und die Untersuchung etwas umständlich machte, betrifft die Tatsache, daß die Buchensprosse einen zwiefachen Typ zeigen, indem hier Langtriebe und Kurztriebe einen scharfen Gegensatz bilden. Während Langtriebe in den besonnten peripherischen Teilen der

Krone vorherrschen, sind Kurztriebe typisch für die beschatteten inneren Teile derselben. Dennoch treten auch in der Sonne — vornehmlich als Seitensprosse, aber auch von Zeit zu Zeit als Hauptsprosse — Kurztriebe auf, ebenso im Schatten — zwar selten, aber doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit — Langtriebe. Da nun Langtriebe und Kurztriebe, auch bei gleichen Beleuchtungsbedingungen, anatomische Unterschiede zeigen — eine Tatsache, die jedenfalls für Obstbäume seit langem bekannt ist —, so ist es nicht ausreichend, nur die vorherrschenden Typen, nämlich Sonnen-Langtriebe und Schatten-Kurztriebe mit einander zu vergleichen. Wir müssen vielmehr gesondert einerseits Langtriebe aus Sonne und Schatten, andererseits Kurztriebe aus Sonne und Schatten einander gegenüberstellen. Der Vergleich muß sich also, um es kurz zu sagen, in dreierlei Richtung bewegen:

1. Vergleich zwischen Ober- und Unterseite ein und desselben Sprosses.
2. Vergleich zwischen Langtrieb und Kurztrieb gleicher Beleuchtungsstufe.
3. Vergleich morphologisch gleichwertiger Teile aus sonniger und schattiger Lage.

Die Sprossachsen.

Ich wende mich nun der Besprechung der einzelnen Gewebe der Buchensproßachse zu[1], wobei ich nach Möglichkeit die soeben angegebene Reihenfolge der Fragestellungen innehalten werde. Es handelt sich zunächst nur um Sprosse älterer Bäume („Folgesprosse“); die Keimlinge sollen alsdann, in einem besonderen Abschnitt, eine kurze Behandlung erfahren. Verschiedene an anderen Pflanzen, besonders an *Tilia, Acer palmatum, Evonymus alata* gemachte Beobachtungen werden an passender Stelle eingeschaltet werden.

A. Die Sproßachsen älterer Bäume.

1. Oberhaut.

Zwischen Ober- und Unterseite der einzelnen Sprosse ergeben sich hinsichtlich der Oberhaut keine erwähnenswerten Unterschiede. Lang- und Kurztriebe dagegen, gleichviel ob aus sonniger oder aus schattiger Lage, unterscheiden sich bezüglich ihrer Oberhautzellen scharf. Diese sind nämlich bei ersten von mehr oder weniger rechteckiger, in der Richtung der Achse langgestreckter Gestalt und in Längsreihen angeordnet, bei letzten aber, wie die Achse selbst, gleichsam „gestaucht“, d. h. kaum oder gar nicht in die Länge gestreckt, ja — bei Sonnenkurztrieben — sogar kürzer als breit; die reihenweise Anordnung erscheint hier häufig verwischt.

[1]) Für genauere Information über die Anatomie der Buchensproßachse sei u. a. auf Büsgen (II, S. 41 u. f.) hingewiesen.

Zwischen Sonnen- und Schattensprossen ist ein besonders ausgeprägter Unterschied bei Kurztrieben vorhanden: bei solchen aus sonniger Lage sind nämlich die Oberhautzellen auf Flächenansichten wesentlich kleiner als bei beschatteten. Auch bei Langtrieben prägt sich, wenngleich nicht ebenso deutlich, ein Unterschied gleichen Sinnes aus: die Zellen sind in der Sonne noch länger und noch schmaler als im Schatten. Diese Feststellung steht in eigentümlichem Gegensatze zu dem bei den Blättern Gefundenen. Von diesen nämlich gibt Dufour (S. 381) an, daß, wie die Größe aller sonstigen Abmessungen, so auch die Größe der einzelnen Oberhautzellen in der Sonne beträchtlicher sei.

Weitere Aufschlüsse geben Querschnitte. Alle Sonnensprosse weisen eine kräftigere Kutikula und überhaupt dickere Zellwände auf als die Schattensprosse. Das Lumen hat an Sonnensprossen eine gerundetere Form als an Schattensprossen. Dabei ist zu beachten, daß alle Langtriebe an sich schon ein mehr abgerundetes, alle Kurztriebe ein mehr tangential abgeflachtes Lumen zeigen. Am schärfsten tritt daher dieser Gegensatz bei der Gegenüberstellung von Sonnenlangtrieben und Schattenkurztrieben hervor.

2. Periderm.

Das Periderm der Buche entsteht aus der äußersten, unmittelbar an die Oberhaut anschließenden Zellschicht des Kollenchyms. Es überzieht schon im Laufe des ersten Sommers lückenlos sämtliche Sproßachsen. Die zuerst gebildeten Korkzellen bräunen sich bald und sterben ab; die noch lebenden erscheinen farblos.

Ich habe nun gefunden, daß weder die Menge noch die Beschaffenheit des Periderms der Buche irgendwie von der Sproßart abhängig ist. Der Unterschied von Lang- und Kurztrieb darf daher hier außer Betracht bleiben. Um so mehr muß derjenige zwischen Ober- und Unterseite desselben Sprosses beachtet werden: es bildet sich nämlich, ebenso wie nach Douliot bei einer Reihe anderer Holzpflanzen, das Periderm frühzeitiger und reichlicher auf der Ober- als auf der Unterseite der Sprosse aus. Ein gleichsinniger Unterschied besteht auch zwischen Sonnen- und Schattensprossen, so daß beides gemeinsam besprochen werden kann.

Fassen wir beispielsweise einen Sonnensproß nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode ins Auge. Wir sehen an ihm, auf einem Querschnitt, oberseits 7—10 Korkzellschichten, unterseits nur 4—6. Davon sind oberseits die 3—4 inneren noch ungebräunt, unterseits die 2—3 inneren. Die Epidermis ist, besonders oberseits, bereits abgestoßen. Schattensprosse gleichen Alters zeigten sowohl ober- wie unterseits 4—5 Lagen von Korkzellen. Während also hier in der Zahl der Korkzelllagen kein Unterschied bestand, war ein solcher doch insofern bemerkbar, als auf der Unterseite sämtliche Zellen noch farblos, d. h. lebend, auf der Oberseite dagegen schon einige Schichten abgestorben und braun waren. Die Epidermis war ringsherum noch vollständig erhalten. — Da bei

der Buche die Korkschicht mit steigendem Alter nur sehr langsam an Dicke zunimmt, konnte ich die beschriebenen Verhältnisse fast unverändert auch an älteren Sprossen beobachten. Ein dreijähriger Sonnenlangtrieb z. B. zeigte 8—10 Korkzelllagen, ein ebenso alter Schattenlangtrieb, bei zum Teil noch vorhandener Epidermis, nur 5—6 Lagen. An einem siebenjährigen Schattensproß war der Kork ebenfalls nur 5—7 Schichten stark.

Zu diesen quantitativen Unterschieden gesellen sich qualitative, die erstens die Breite (tangentiale Ausdehnung) der Korkzellen, zweitens die Dicke der tangentialen Wände betreffen. Die Breite der Korkzellen ist im allgemeinen auf der Oberseite der Achsen geringer als auf der Unterseite; sie hängt natürlich von der Breite der Phellogenzellen ab, weshalb wir bei der Besprechung des Kollenchyms diesen Punkt noch einmal werden berühren müssen. Nur undeutlich markiert sich ein Unterschied der Zellbreite beim Vergleich äquivalenter Sproßteile aus Sonne und Schatten, wenngleich an Sonnensprossen eine Tendenz zu schmäleren Korkzellen zu bemerken war. Um so schärfer unterscheiden sich Sonnen- und Schattensprosse in dem anderen erwähnten Merkmal. Die tangentialen Wände nämlich, deren Dicke beim Buchenkork regelmäßig von außen nach innen, d. h. von den früher zu den später gebildeten hin zunimmt, erreichen bei Sonnensprossen eine bedeutend größere, oft mehr als doppelt so große Maximaldicke als bei Schattensprossen. Auch in den nächstfolgenden Jahren verschiebt sich dieses Verhältnis nicht.

Alle hier angeführten Tatsachen ordnen sich harmonisch der auch von Douliot vertretenen Auffassung unter, daß das Licht auf Menge und Eigenschaften des Periderms einen direkten Einfluß ausübe.

Andere Pflanzen zeigten Ähnliches. Bei *Ulmus* z. B. beginnt die Korkbedeckung oberseits bezw. auf der dem stärksten Lichteinfall zugekehrten Seite schon im Mai, unterseits wochenlang später. Wie unmittelbar der Einfluß des Lichtes hier wirkt, konnte man sehr schön daran sehen, daß Stellen der Sproßoberseite, die durch eine Blattbasis beschattet waren, sich merklich später mit Kork bedeckten als ihre dem Lichte ausgesetzte Nachbarschaft.

Als weiteres Beispiel für dieselbe Tatsache sei *Acer palmatum* angeführt. Der Strauch des Kieler Botanischen Gartens, der sich übrigens durch eine für diese Spezies ungewöhnliche Neigung zur Korkbildung auszeichnet,[1]) bildet an seinen Lichtsprossen schon im ersten Jahre Kork, an seinen Schattensprossen erst in späteren Jahren — stets aber zunächst nur auf der dem Lichte ausgesetzten Seite. Erst nach, bei Sonnensprossen 4—5, bei Schattensprossen

---

[1]) Die beiden Exemplare des Botanischen Gartens zu Bremen z. B., die ich durch die Güte des Direktors, Herrn Dr. Bitter, zu untersuchen Gelegenheit hatte, zeigten weit weniger Kork. — Bei dieser Gelegenheit möchte ich Herrn Dr. Bitter für sein stetes Entgegenkommen herzlichsten Dank sagen. Insbesondere danke ich Herrn Dr. Bitter für die Gewährung der Erlaubnis, während der Osterferien 1912 die Hilfsmittel des ihm unterstehenden Instituts und Gartens benutzen zu dürfen.

8—10, Jahren schließt sich der Korkmantel rings um die Achse herum.

Aber nicht nur an seinen Achsen zeigt dieser Strauch die Neigung, einseitige Beleuchtung durch Korkbildung auf dieser Seite zu beantworten, sondern auch an vergänglichen Organen, nämlich den Blattstielen. Diese tragen, soweit sie sich in gut besonnter Lage befinden, regelmäßig auf ihrer zenithwärts gekehrten Seite — mag dies nun die morphologische Oberseite oder, wie an der Basis der Blattstiele häufig, eine Flanke desselben sein — eine dicke, schon Mitte Juni gut ausgebildete Korkschicht, die mit bloßem Auge an ihrer querrissigen Oberfläche zu erkennen ist. Am frühesten entsteht der Kork auf den oberseits beidseitig verlaufenden vorspringenden Leisten; von hier aus dringt er alsdann über die ganze Oberseite des Blattstieles vor. Er entsteht nicht, wie der Kork der Achsen bei *Acer*, aus der Oberhaut, sondern aus einer der darunterliegenden Kollenchymschichten, oft aus der äußersten, oft auch aus einer tiefer gelegenen. Letztere Fälle lassen den Vorgang gleichsam als eine Art Borkenbildung erscheinen. Die hierbei nach außen abgeschiedenen Kollenchympartien erweisen sich, ebenso wie das Korkgewebe selbst, als verholzt, letzteres außerdem, der Färbung mit Sudan III zufolge, als verkorkt. Den Schattenblattstielen geht die Korkbedeckung entweder ganz ab, oder sie ist nur in Andeutungen auf den oberseitigen Leisten vorhanden. Es handelt sich bei diesem Blattstielkork zweifellos nicht um eine pathologische Erscheinung, wie solche ja häufiger beobachtet worden sind (vgl. Sorauer, Pflanzenkrankheiten. Bd. I. S. 426 u. f.), sondern um eine Rasseneigentümlichkeit, die um so eigenartiger ist, als wir es hier mit einer laubabwerfenden Pflanze zu tun haben. Bisher ist Kork auf Blattstielen meines Wissens nur bei Treibhauspflanzen, die ja gewöhnlich mehrjährige Blätter tragen, beobachtet worden (Poulsen 1875).

Hier reiht sich auch meine schon in der Einleitung erwähnte Beobachtung an, daß bei *Evonymus alata* die Peridermflügel an besonnten Achsen sehr viel höher und kräftiger sind als an beschatteten, wo sie vielfach sogar ganz unterdrückt sind. Diese Flügel bestehen übrigens, ebenso wie nach v. Höhnel (S. 604) diejenigen von *Evonymus europaea,* aus einem lockeren verholzten, aber nicht verkorkten Gewebe, dem sogenannten Phelloid. Um zu prüfen, inwieweit besagtes Merkmal auf Veränderungen der Beleuchtungsbedingungen direkt reagiere, stellte ich einige Versuche an. Ich umgab einen jungen Sproß sonniger Lage Anfang Mai, d. h. zu einem Zeitpunkt, wo die Flügelbildung noch nicht begonnen hatte, mit einer Umhüllung von gelblichem Stoff und ließ ihn in dieser künstlichen Beschattung den ganzen Sommer hindurch. Ferner umwickelte ich an anderen Sonnensprossen einzelne Internodien oder nur Teile solcher für die gleiche Zeitdauer mit Stanniol. Dabei ergab sich folgendes: Die Korkflügel hatten unter der Stanniolbedeckung die gleiche Höhe erreicht wie außerhalb. Dagegen zeigten die in der Stoffumhüllung erwachsenen Sprosse gegenüber den unverhüllt gebliebenen Nachbarsprossen eine geringe, aber

immerhin deutliche Verminderung der Höhe der Flügel; hier war also in der Tat eine Reaktion auf die verminderte Beleuchtung festzustellen. Daß eine solche bei ganz lokaler Verdunkelung nicht eintrat, ist nicht zu verwundern. Denn wir dürfen ja die Wirkung des Lichtes auf die Struktur von Pflanzenorganen nicht als eine unmittelbar, an Ort und Stelle sich äußernde Reizreaktion ansehen, sondern müssen annehmen, daß die Lichtstärke durch Abänderung der Ernährungsverhältnisse des Organs oder sonstwie indirekt die beobachteten Wirkungen herbeiführe — eine Auffassung, für die hinsichtlich der Laubblätter von mehreren Autoren (Goebel, Nordhausen u. a.) schon gewichtige Argumente beigebracht worden sind.

Daß in einzelnen Fällen eine ungleiche Ausbildung des Korks auf den verschiedenen Seiten einer Achse auch unabhängig vom Licht vorkommen kann, obwohl sie phylogenetisch betrachtet ursprünglich vielleicht davon abhängig zu denken ist: dafür gibt uns die Linde ein Beispiel. Bei unseren Lindenarten überzieht der hier aus der Oberhaut entstehende Kork im ersten Jahre nur die Oberseite der ersten Internodien, beschränkt sich auch im zweiten Jahre gewöhnlich auf die Oberseite der Achsen und nimmt erst im dritten Jahre den ganzen Umfang derselben ein[1]). An einer *Tilia alba Aiton*, die ich im Botanischen Garten zu Bremen untersuchte, zeigten nun nicht nur die plagiotropen Zweige, sondern auch annähernd orthotrope, frei emporragende Gipfelsprosse die Korkbedeckung in allen Fällen auf ihrer morphologischen Oberseite. Eine Bevorzugung der Südseite, wie sie Douliot an anderen Baumarten beobachtet hat, findet hier nicht statt; es scheint also die Korkbildung von inneren Faktoren, im besonderen von der bei *Tilia* äußerst stark erblich befestigten Sproßdorsiventralität abhängig zu sein. Die beschriebene Beobachtung steht in gutem Einklang mit der Angabe Lämmermayrs (S. 58), daß bei der Linde in Fällen, wo infolge des Einflusses der Mutterachse die Symmetrieebene einer Seitenachse von der Vertikalen abweicht, auch „die einseitige Peridermbildung genau in diesem Sinne“ erfolge. — Inwieweit der Einfluß der inneren Faktoren schließlich durch diejenigen der Außenwelt, insbesondere durch das Licht aufgehoben oder gar umgekehrt werden kann, bleibt noch zu untersuchen.

3. Die primäre Rinde.

Die primäre Rinde des Buchensprosses besteht aus einem außen kleinzelligen und lückenfreien, innen großzelligen und lockeren Chlorophyll-Parenchym. Wir betrachten dies Gewebe zunächst im Ganzen, seiner Quantität nach. Vergleichen wir in dieser Hinsicht die Ober- und die Unterseite ein und desselben Sprosses, so finden wir bei keiner der Sproßarten einen irgend belangreichen

[1]) Die korkbedeckten Flächen sind schon mit bloßem Auge leicht von den korkfreien zu unterscheiden, weshalb mit Leichtigkeit ganze Zweigsysteme zu durchmustern sind.

Unterschied. Dagegen tritt ein solcher in auffallender Weise hervor, wenn man Langtriebe mit Kurztrieben vergleicht. Alle Kurztriebe nämlich, gleichviel ob aus sonniger oder schattiger Lage, besitzen im Verhältnis zu ihrem Gesamtquerschnitt bei weitem mehr Rindenparenchym als Langtriebe. Einige Messungen ergaben für das Verhältnis der Breite des primären Rindenparenchyms (gemessen von außen bis an den Bastbelag der Leitbündel heran) zum Gesamthalbmesser bei Langtrieben den Wert 1 : 6, bei Kurztrieben 1 : 3. Genau die gleichen Verhältnisse beobachtete ich bei *Sorbus Aria;* schon Wigand (S. 67) erwähnt dasselbe von Apfelbaum, Birnbaum und Vogelbeere. — Da es sich in all diesen Fällen um Pflanzen handelt, deren Kurztriebe sehr stark gestauchte Internodien besitzen (im Gegensatz zu *Tilia, Ostrya* usw., wo diese auch an „Kurztrieben" relativ gestreckt sind), so ist die Annahme naheliegend, daß die Vermehrung des Rindenparenchyms in enger Wechselbeziehung zu der dichten Aufeinanderfolge der Blattbasen stehe.

Eine ganz analoge Verschiedenheit findet sich übrigens nach Haberlandt (S. 669), Trautwein, Laborie zwischen Blütenstielen bezw. Blütenstandachsen und vegetativen Achsen. Erste weisen prozentual weit mehr Rindenparenchym auf.

Wie ich schon andeutete, ist zwischen Sonnen- und Schattensprossen bezüglich der Menge des Rindenparenchyms kein Unterschied zu erkennen; wohl aber gibt es solche hinsichtlich verschiedener Einzelheiten der Ausbildung, zu deren Besprechung wir nun gelangen.

a) Das Kollenchym.

Die äußeren Zellreihen des Rindenparenchyms sind kollenchymatisch verdickt. Die Anzahl dieser Kollenchymzellschichten nun ist auf der Oberseite der Buchensprosse größer als auf der Unterseite. Ein Sonnenlangtrieb z. B. zeigte oben, ungerechnet der äußersten, zum Phellogen werdenden Zellreihe, 3—4, unten 2—3 Reihen. Auch die Größe der einzelnen Zellen des Kollenchyms ist oben und unten verschieden, nämlich, bei allen Sproßkategorien in übereinstimmender Weise, oberseits meist geringer als unterseits. Vor allem an Sonnensprossen ist das oberseitige Kollenchym erheblich kleinzelliger als das unterseitige. — Langtriebe besitzen kaum mehr Kollenchym als Kurztriebe. Da nun zweifellos die ersteren einer bedeutend größeren Festigkeit bedürfen, so scheint diese Tatsache mit für die von Areschoug (S. 512) und Kohl (S. 114) vertretene Ansicht zu sprechen, daß das Kollenchym bei Holzpflanzen nicht Aufgaben der Festigung, sondern wahrscheinlich solche des Schutzes gegen die Kälte (Areschoug) oder gegen zu starke Transpiration (Kohl) zu erfüllen habe.

In Sonnensprossen zeigt das Kollenchym eine quantitativ etwas stärkere Ausbildung als in Schattensprossen. Dagegen ist die Zellgröße, wofern man Ober- mit Ober-, Unter- mit Unter-

seite vergleicht, in Sonne und Schatten dieselbe, so daß der in dieser Beziehung bestehende Unterschied von Ober- und Unterseite kaum mit der verschiedenen Beleuchtungsstärke zusammenhängen kann und eher als ein Ausdruck des dorsiventralen Baues der Buchensprosse zu deuten ist.

b) Steinzellen.

In der primären Rinde finden sich häufig Steinzellen eingelagert, gewöhnlich besonders da, wo das kollenchymatische Gewebe in lückenreiches, dünnwandiges Parenchym übergeht. Sie liegen daselbst einzeln oder zu Gruppen („Nestern") vereinigt. Die außerdem vorkommenden, dem Sklerenchymring eingeschalteten Steinzellen bleiben hier außer Betracht.

Die Art der Verteilung erstgenannter Steinzellen um den Umfang der Sprosse herum läßt wiederum eine Heterotrophie erkennen, die jedoch nur bei Langtrieben hervortritt. Bei diesen nämlich liegen die Steinzellen vorwiegend oder gar ausschließlich in der oberen Hälfte des Querschnitts, von den Seiten nach oben hin an Zahl stetig zunehmend. Bei Kurztrieben hingegen findet man sie mehr oder weniger gleichmäßig um den ganzen Umfang herum verteilt. In diesem verschiedenen Verhalten prägt sich, wie wir sehen, ein typischer Unterschied zwischen Langtrieben und Kurztrieben aus. Des weiteren liegt ein solcher darin, daß die absolute Zahl der Steinzellen bei Kurztrieben meist geringer ist. Bei Sonnenkurztrieben konnte diese allerdings recht schwanken.

Sehr scharf charakterisiert der Unterschied der Zahl den Gegensatz zwischen Sonne und Schatten. Bei allen Schattensprossen nämlich ist diese ganz geringfügig gegenüber den bei Sonnensprossen vorkommenden Zahlen. Daß hier nun wirklich die Stärke der Beleuchtung, und zwar in direktester Weise, einwirkt, konnte ich an Sprossen einer Blutbuche des Kieler Botanischen Gartens nachweisen. Die Äste dieses Baumes befanden sich, da er vor zwei Jahren stark zurückgeschnitten worden war, seitdem in abnormen Ernährungsverhältnissen. Infolge des Saftüberschusses entwickelten sich auch im dunklen Kroneninnern genau so üppige Langtriebe wie sonst nur an der Peripherie der Krone. Dadurch war ich in die Lage versetzt, Sprosse mit einander vergleichen zu können, die — von gleicher Länge, Dicke und Blattzahl — sich einzig und allein durch die Menge des auf sie fallenden Lichtes unterschieden. Bei einem Vergleich derartiger Sprosse nun zählte ich beispielsweise auf einem Querschnitt eines mittleren Internodiums in der Sonne über 200 Steinzellen, davon 170 in der oberen Hälfte, im Schatten nur 4, welche sämtlich in der oberen Hälfte lagen. — Durchmustert man die einzelnen Internodien derartiger Sonnen- und Schattensprosse, so ergibt sich außer der Bestätigung dieses Befundes noch eine andere Tatsache, die sich ganz allgemein an Buchenlangtrieben wiederfindet. Die Anzahl der Steinzellen nämlich nimmt stets nach der Spitze der

Jahrestriebe hin ab. Meist findet man, selbst in Sonnensprossen, ihrer überhaupt keine in den letzten Internodien.

Nach dem Gesagten steht fest, daß die Bildung von Steinzellen als solche durch das Licht unmittelbar begünstigt wird. Ob aber ihr überwiegendes Vorkommen in der Sproßoberseite auf deren bessere Beleuchtung zurückzuführen ist, müssen wir vorläufig unentschieden lassen. Gegen diese Annahme spricht jedenfalls das Verhalten der Langtriebe im Schatten und das der Kurztriebe in der Sonne. Erste zeigten ja trotz der ziemlich diffusen Beleuchtung eine Bevorzugung der Oberseite, letzte trotz der größeren Beleuchtungsdifferenz nicht. Außerdem fand ich an annähernd senkrecht aufwärts wachsenden, allseitig beleuchteten Sonnenlangtrieben genau wie an plagiotropen, daß die an Steinzellen reichere Seite immer die morphologische Oberseite war. Es muß also auch hier wieder an eine auf inneren Ursachen beruhende Heterotrophie gedacht werden.

4. Sklerenchym.

Nach innen zu folgt auf das grüne Gewebe ein Sklerenchymring, der in jungen Sprossen der Hauptsache nach aus den sichelförmigen Bastfaserbelägen der Leitbündel, später auch aus sekundär zwischen diesen eingeschalteten Steinzellgruppen besteht. Unsere Betrachtung hat es ausschließlich mit den primären Elementen, den Bastzellen, zu tun. Vergleichen wir zunächst die verschiedenen Sproßtypen hinsichtlich der Quantität des auf ihrem Querschnitt vorhandenen Sklerenchyms, so sehen wir bei allen — entsprechend der durch die Anordnung der Leitbündel bestimmten Trapezform des Querschnitts — auf der Unterseite eine größere Anzahl von Bastzellgruppen als auf der Oberseite. Hierin haben wir also nur einen Ausdruck des dorsiventralen Sproßbaues zu sehen.

Lehrreicher ist in quantitativer Hinsicht ein Vergleich von Langtrieben und Kurztrieben: er zeigt eine sehr erhebliche Verminderung des Sklerenchyms bei den Kurztrieben. Selbst ein schmächtiger Schattenlangtrieb übertrifft einen gleich dicken Sonnenkurztrieb erheblich an Sklerenchymelementen. Jede Sichel ist bei dem Langtrieb kräftiger entwickelt als beim Kurztrieb — eine zweckmäßige Anpassung insofern, als ja Kurztriebe weit weniger als Langtriebe der Festigung bedürfen.

Zwischen Sprossen gleichen Typs, aber verschiedener Lichtlage waren nur absolute, keine relativen Quantitätsunterschiede festzustellen.

Wir wenden uns nun zur Einzelbetrachtung der Zellen. Hier enthüllte der Vergleich von oben und unten eigentümliche Verhältnisse, die ich zunächst an dem Beispiel eines Sonnenlangtriebes besprechen werde, um alsdann zu zeigen, in welcher Beziehung sich andere Sprosse abweichend verhalten. Der Querschnitt durch ein mittleres Internodium eines etwa wagerecht gewachsenen Sonnenlangtriebes zeigt folgendes Bild: Im oberseitigen Sklerenchym sind die Zellwände in der Regel so stark verdickt, daß das

Lumen ganz verschwunden ist. Sie bestehen aus drei durch ihr Lichtbrechungsvermögen unterscheidbaren Schichten: der sehr feinen Mittellamelle, der bedeutend dickeren, glänzend milchweiß erscheinenden ersten Anlagerungsschicht und einer den weitaus größten Teil der Zelle einnehmenden, durchsichtig-glasigen zweiten Anlagerungsschicht. Auf den Sproßflanken tritt aber, nach unten zu häufiger, ein anderer Zelltyp auf, der dann im Sklerenchym der Unterseite allein herrscht. Dieser unterscheidet sich vom ersten Typ dadurch, daß hier ein deutliches, mehr oder minder großes Lumen vorhanden ist und daß in den Wänden nur zwei Schichten zu unterscheiden sind, nämlich eine hier viel kräftigere Mittellamelle und eine meist einheitliche Anlagerungsschicht von ziemlich dichter Konsistenz. Zu diesen schon am ungefärbten Präparat erkennbaren Differenzen treten bei Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure weitere hinzu. Es zeigt sich nämlich dann, daß die obere Hälfte des Sklerenchymringes gar nicht oder sehr schwach, die untere aber stark verholzt ist. Genauer betrachtet, erweisen sich oberseits nur die feinen Mittellamellen als schwach rosa, die erste und zweite Anlagerung aber als gar nicht gefärbt, während unterseits die gesamte Zellwand, vor allem aber die dicke Mittellamelle eine tiefrote Färbung annimmt. Genau entsprechende Farbenintensitäten ergeben sich bei Anwendung von Anilinsulfat. — Die Durchmusterung der verschiedenen Internodien ein und desselben Sprosses lehrte, daß die Ausprägung der soeben beschriebenen Heterotrophie des primären Bastes nach der Spitze der Langtriebe hin abnimmt. Im letzten Internodium ist gewöhnlich auch in den Zellen der Oberseite ein wenn auch kleineres Lumen vorhanden; auch ist der Unterschied in der Verholzung geringer, indem diese oben stärker, unten schwächer ist als sonst. Immerhin blieben meist auch hier oben drei, unten nur zwei Lamellen unterscheidbar.

Üppige einjährige Schattenlangtriebe der schon früher erwähnten Blutbuche, sowie auch Schattenlangtriebe von Bäumen normalen Wachstums zeigen in all diesem die gleichen Verhältnisse wie Sonnenlangtriebe, nur daß die Wandverdickung hier oft nicht ganz so weit geht. Auch mehrjährige Langtriebe führten immer zu dem gleichen Befunde. Kurztriebe dagegen zeigten von den angeführten Eigentümlichkeiten in der Sonne nur Andeutungen, im Schatten gar nichts. Es war bei ihnen sowohl das Bastzellenlumen oben und unten annähernd gleich groß, wie auch die Verholzung rings herum von gleichem Grade.

Aus dem übereinstimmenden Verhalten gleichartiger Sprosse, auch bei entgegengesetzten Beleuchtungsbedingungen, ersehen wir, daß die besprochenen Erscheinungen nicht, oder zum mindesten nicht direkt, mit der Beleuchtung, sondern zunächst mit der spezifischen Sproßgestalt zusammenhängen. Die Tatsache, daß sich gerade die Langtriebe durch eine so eigentümliche Heterotrophie des primären Bastes auszeichnen, läßt an eine Beziehung zu den Festigkeitsaufgaben dieses Gewebes denken. Wird doch ein geneigt wachsender Langtrieb durch sein Eigengewicht oberseits auf Zug,

unterseits auf Druck beansprucht, so daß eine verschiedene chemische und mechanische Ausbildung der oberseitigen und der unterseitigen Festigungsgewebe sehr wohl zweckmäßig erscheint. Bestärkt wird diese Auffassung durch die weitgehende Ähnlichkeit zwischen den hier vorliegenden Tatsachen und den Verschiedenheiten, die nach den Untersuchungen R. Hartigs und Sonntags (S. 78 u. f.) zwischen dem Rotholz und dem Weißholz der Fichte bestehen. Das Rotholz ist nach Sonntag stark verholzt und läßt in seinen Zellwänden nur zwei Schichten unterscheiden; das Weißholz dagegen ist viel schwächer verholzt, und seine Zellwände bestehen aus drei am Lichtbrechungsvermögen unterscheidbaren Schichten. Erstes kommt in der Unterseite, letztes in der Oberseite horizontaler Äste vor, und, was das Interessanteste ist, Weißholz ist in der Tat laut Versuchen bedeutend zugfester als Rotholz. Die Analogie ist, wie wir sehen, auffallend und macht es recht wahrscheinlich, daß die Bastbeläge der Leitbündel wesentlich an der Herstellung der Biegungsfestigkeit des jungen Buchensprosses mitwirken. Ein strenger Beweis hierfür würde freilich erst durch vergleichende Festigkeitsprüfungen des ober- und unterseitigen Bastes zu geben sein.

Im späteren Alter des Sprosses hat zweifellos der Sklerenchymring für die Biegungsfestigkeit keine Wichtigkeit mehr, sondern dient lediglich dem Schutze der Siebröhren gegen Druck und Verletzung, so daß man in diesem Sinne von einem Funktionswechsel des Sklerenchymringes reden kann.

Im Hinblick auf das Verhalten des Sklerenchymringes habe ich auch einige andere Pflanzen untersucht. Bei *Corylus* und *Quercus*, den nächsten Verwandten der Buche, fand ich jedoch keine Heterotrophie der Bastzellen, wohl dagegen bei dem schon früher, gelegentlich des Periderms, erwähnten *Acer palmatum*. Der auch hier vorhandene primäre Sklerenchymring zeigte sich bei Sonnensprossen auf der Lichtseite nur sehr schwach, und zwar in seinen Mittellamellen, auf der gegenüberliegenden Seite aber sehr stark verholzt. Schattensprosse, die bei dieser Pflanze gewöhnlich nur ein einziges, kurzes Internodium besitzen, weisen diesen Gegensatz nicht auf.

5. Holz.

Der Holzkörper der Buchensprosse ist infolge seiner zentralen Lage dem Einfluß von Lichtunterschieden wenig ausgesetzt und läßt daher Differenzen, die unmittelbar auf solchen beruhen, nur in geringem Maße erwarten.[1]) Um so klarer spiegelt er, wegen seiner Befähigung zu sekundärem Wachstum, die sehr bedeutenden Unterschiede wieder, die hinsichtlich des Ernährungszustandes der Sprosse durch die Verschiedenheit des Lichtgenusses geschaffen

[1]) Die Beobachtungen Mers, denen zufolge, bei Tanne und Fichte, das Licht selbst auf den Holzkörper dicker Stämme einen Einfluß ausübt, erscheinen hinsichtlich ihres ursächlichen Zusammenhanges noch wenig geklärt.

werden. Wir haben deshalb hier gerade von dem Vergleich etwas älterer Sprosse wesentliche Aufschlüsse zu erwarten. Auch empfiehlt es sich angesichts der bei Sonnen- und Schattensprossen so sehr verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit, nicht nur gleichalterige Teile, sondern daneben auch Sprosse von etwa gleicher Dicke, d. h. ältere Schattensprosse und jüngere Sonnensprosse, zu vergleichen.

Schon äußerlich zeigen die Buchensproßsysteme aus Sonnenlage infolge des Vorherrschens von Langtrieben und der reichen Verzweigung und Beblätterung ein üppiges Aussehen, wogegen die im Schatten vegetierenden Sproßsysteme infolge des völligen Zurücktretens der Langtriebe und der daher sehr spärlichen Verzweigung einen schmächtigen, kümmerlichen Eindruck machen. Diesen Verschiedenheiten in der Tracht der Sprosse entsprechen nun durchaus diejenigen des Holzkörpers, wie die Querschnitte ausweisen. In Sonnensprossen ist der Holzkörper, was schon de Bois hervorhebt, mächtig entwickelt und zeigt bedeutenden jährlichen Zuwachs; in Schattensprossen zeigt er weit kleinere Abmessungen und schmale, oft sogar äußerst schmale Jahresringe.

Wenn wir nun zunächst Sonnen- und Schattensprosse von etwa gleicher Dicke, z. B. einen 2—3 jährigen Sonnensproß und einen 10—20 jährigen Schattensproß gegenüberstellen, so sehen wir letzteren durch eine erheblich größere Zahl von Gefäßen gegenüber dem Sonnensproß ausgezeichnet, während die Libriformzellen gerade das umgekehrte Verhältnis aufweisen. Dies erklärt sich vor allem daraus, daß in der Sonne in jedem Jahre in ganz normaler Weise gefäßreiches Frühholz und libriformreiches Spätholz gebildet wird, im Schatten dagegen die überwiegende Mehrzahl der Jahresringe aus sehr wenigen Zellreihen, oft nur aus einer einzigen Reihe und zwar dann stets aus Frühholzelementen, d. h. Gefäßen besteht.[1]) Für das Holz der Schattensprosse ist der Wechsel zwischen derartigen ungemein schmalen Jahresringen und dazwischen eingeschalteten breiteren, welche Früh- und Spätholz in normaler Weise zeigen, charakteristisch. Er hängt nach meinen Beobachtungen mit der Aufeinanderfolge von Langtrieben und Kurztrieben an demselben Sproß insofern zusammen, als in der Regel einem bedeutenden Längenzuwachs jedesmal ein breiterer, einem geringen ein schmaler Jahresring in den älteren Sproßteilen entspricht. Bei Sonnensprossen habe ich, ebenso wie es Wigand (S. 82—91) ganz allgemein angibt, keine solche Verhältnisgleichheit zwischen Längen- und Dickenzuwachs gefunden.

Wenn wir nicht die Zahl, sondern die lichte Weite der Gefäße ins Auge fassen, ändert sich das Bild. Diese nämlich ist in dem Holz der Sonnensprosse bedeutend größer, oft doppelt so groß. Da, bei gleichalterigen Sprossen, außerdem die Gesamtmasse

---

[1]) Die oft schwer erkennbaren Grenzen der Jahresringe heben sich bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure deutlich in dunkelroter Färbung ab. Eigentümlicherweise färben sich nämlich gerade diejenigen Zellschichten, welche die Grenze zweier Jahresringe bilden, bedeutend dunkler als das übrige Holz.

des Holzes in Sonnensprossen um ein Vielfaches größer ist als in Schattensprossen, so können wir zusammenfassend sagen, daß die Summe der lichten Querschnitte der Gefäße zwar im Verhältnis zum gesamten Holzquerschnitt des betreffenden Sprosses im Schatten größer ist, absolut genommen aber in der Sonne weit überwiegt. Letzteres ist in Anbetracht der in sonniger Lage viel lebhafteren Transpiration und der größeren Zahl von Blättern, die bei Sonnensprossen mit Wasser versorgt werden müssen, durchaus verständlich. Dieses Ergebnis stimmt auch mit dem Kohls (S. 99 u. f.) überein, wie ja dem früher (S. 7) Ausgeführten zufolge zu erwarten stand. Dagegen tritt eine Verengerung der Gefäße, wie sie von Warming (S. 208) für echte Xerophyten angegeben ist, offenbar deshalb nicht auf, weil ein Wassermangel im Erdboden für die Buche nicht in Frage kommt.

Sehr häufig sind die Jahresringe der Buche exzentrisch gebaut, wobei es sich in der Mehrzahl der Fälle um Epitrophie, aber auch nicht selten um Hypotrophie handelt. (Vgl. N. J. C. Müller, S. 521, Ursprung, S. 260 u. f.) Alsdann war nach meinen Beobachtungen überall die geförderte Seite insbesondere durch mächtig entwickeltes Libriform ausgezeichnet, nicht, wie von Kny (1877) und Lämmermayr (S. 31) für andere Pflanzen angegeben worden ist, durch Vermehrung der Gefäße und Vergrößerung ihrer lichten Weite. Im Grade der Verholzung zeigte sich zwischen der geförderten und ihrer Gegenseite kein Unterschied, wie man ihn in Analogie zu dem bei den primären Bastzellen Beobachteten vielleicht hätte erwarten können. — Bei einer anderen Pflanze aber, nämlich dem schon mehrfach erwähnten *Acer palmatum*, lag ein solches analoges Verhalten von Rinde und Holz tatsächlich vor. Hier war — bei einjährigen Sonnensprossen — ebenso wie der Sklerenchymring der Rinde, so auch der Holzkörper auf der Sproßoberseite schwach, auf der Sproßunterseite stark verholzt.

6. Mark.

Das Mark der Buchensprosse zeigte im wesentlichen bei Sonnen- und Schattensprossen übereinstimmenden Bau. Jedoch enthielt es in Sonnensprossen, ihrer energischeren Assimilationstätigkeit entsprechend, bedeutend mehr Stärke gespeichert.

7. Übersicht der Ergebnisse.

Überschauen wir kurz die bisherigen Ergebnisse, soweit sie die Buche betreffen!

Als echte Licht- und Schattenmerkmale sind die folgenden anzusehen: Sonnensproßachsen sind in jeder Beziehung üppiger, insbesondere dicker und länger als Schattensproßachsen, weshalb auch sämtliche Gewebe in ersteren eine, absolut genommen, mächtigere Entwickelung aufweisen. — An Sonnenachsen ist die

Epidermis kleinzelliger und dickwandiger als an Schattenachsen. Das Periderm bildet sich frühzeitiger und reichlicher in sonniger als in schattiger Lage aus und besitzt in der Sonne stärkere Tangentialwände. Steinzellen im grünen Rindenparenchym finden sich bei Sonnenachsen in großer Menge, bei Schattenachsen nur vereinzelt. Die primären Bastfasern besitzen in der Sonne oft noch etwas stärker verdickte Wände als im Schatten. Der Holzkörper ist in Sonnensprossen weit mächtiger entwickelt und besitzt bedeutend weitere Gefäße als in Schattensprossen. Der Zahl nach aber treten die Gefäße in Sonnensprossen mehr zurück, während die Holzfasern hier überwiegen.

Eine Anzahl weiterer anatomischer Unterschiede charakterisieren den Gegensatz zwischen Langtrieben und Kurztrieben. Langtriebe besitzen relativ wenig, Kurztriebe auffallend viel Rindenparenchym. Die Epidermiszellen der Langtriebachsen sind schmal und langgestreckt, in Längsreihen angeordnet, diejenigen der Kurztriebachsen von kurzer Form und meist ohne regelmäßige Lagerung. Steinzellen sind in Langtrieben gewöhnlich zahlreicher vorhanden als in den Kurztrieben gleicher Beleuchtungsstufe. Die Bastbeläge zeigen in Kurztrieben im Verhältnis zu Langtrieben eine auffallend schwache Ausbildung. Das Lumen der einzelnen Bastfasern ist bei Langtrieben, allerdings nur oberseits, meist geschwunden, während es bei Kurztrieben gewöhnlich auf dem ganzen Umfang des Sproßquerschnittes erhalten bleibt. Die Heterotrophie der primären Rinde, welche sich in der Verteilung der Steinzellen und in der Beschaffenheit der Bastfasern ausprägt, tritt nur bei Langtrieben deutlich hervor, fehlt dagegen, bis auf Andeutungen, den Kurztrieben. — Die Kurztriebe lassen in anatomischer Beziehung in manchen Punkten eine gewisse Tendenz zum Schattensproßcharakter erkennen, der auch ihrer Verteilung an der Pflanze — im schattigen Innern der Krone und an weniger günstig beleuchteten Teilen der Sonnensprosse — entspricht.

Schließlich stellten wir zwischen Ober- und Unterseite der stets dorsiventral gebauten Buchenachsen mannigfache anatomische Unterschiede fest. Das Periderm tritt auf der Sproßoberseite früher und reichlicher auf als auf der Sproßunterseite — insbesondere bei Sonnensprossen. Das Kollenchym läßt oberseits 1—2 Zelllagen mehr erkennen und ist kleinzelliger als unterseits. Steinzellen im Rindenparenchym finden sich bei Langtrieben in der oberen Querschnitthälfte in großer Menge, in der unteren Hälfte sehr spärlich, wogegen sie bei Kurztrieben um den ganzen Querschnitt herum nahezu gleichmäßig verteilt sind. Die primären Bastfasern besitzen, ebenfalls nur bei Langtrieben, in der oberen Hälfte des Querschnitts sehr weitgehend verdickte, schwach verholzte Wände, unterseits dagegen viel weniger verdickte, stark verholzte Wände. Auch diese Eigentümlichkeit tritt bei Kurztrieben wenig oder gar nicht hervor.

Die angeführten Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite dürften wohl nur zum kleineren Teile eine direkte Wirkung von

Beleuchtungsunterschieden sein, vielmehr zunächst mit der Dorsiventralität der Sproßachse zusammenhängen. Daß diese ihrerseits vom Lichte beeinflußt werde, ist allerdings aus verschiedenen Gründen wahrscheinlich.

B. Die Keimlingsachsen der Buche.

Die Keimlinge bieten, da sie unmittelbar aus den Samen hervorgehen, für unsere Untersuchung den Vorteil, von allen auf die vorangegangene Vegetationsperiode sich zurückführenden Einwirkungen frei zu sein, während bei allen anderen Sprossen, nach de Bois und Nordhausen (II), gerade diese Einwirkungen für die Ausbildung von Sonnen- und Schattenmerkmalen bedeutsam sind. Daher ist die Betrachtung von Keimlingsachsen von besonderem Interesse, wenngleich uns hier der im Anfang besonders hervorgehobene Vorteil, das Vergleichsmaterial von ein und demselben Individuum entnehmen zu können, verloren geht.

Da in der freien Natur Buchenkeimlinge in stark besonnter Lage selten zu finden sind, wurden diese Beleuchtungsbedingungen künstlich geschaffen. Im Freien gekeimte Sämlinge wurden in frühester Jugend in Töpfe gepflanzt und, bei dauernd genügender Bodenfeuchtigkeit, an einer der Sonne gut ausgesetzten Stelle weiter kultiviert. Der Standort der Töpfe befand sich, um der feuchteren Bodenatmosphäre entrückt zu sein, einige Meter über dem Erdboden. Die Schattenkeimlinge wurden unmittelbar in einem alten Waldbestande eingesammelt.

Die Buchenkeimlinge besitzen ein gestrecktes Hypokotyl und daher oberirdische Keimblätter; das auf diese folgende erste Internodium schließt mit zwei opponiert stehenden Primärblättern ab. In Schattenlage nun stellen die Keimlinge mit der Anlage der diesen Primärblättern unmittelbar folgenden Winterknospe ihr erstjähriges Wachstum ein; bei starker Besonnung dagegen entwickeln sie — nach einer mehr oder minder langen Wachstumspause — noch einen unter günstigen Umständen recht viele Blätter tragenden, streng zweizeilig beblätterten Langtrieb.

Es wurde um Mitte Juli bei einer Anzahl von Keimpflanzen das erste Internodium (Epikotyl) etwa in der Mitte geschnitten.

Die Epidermis war um diese Zeit schon überall tot und, an Sonnensprossen, auch schon zum größten Teil abgestoßen. Ihr Bau ist bei Sonnen- und Schattenpflanzen fast gleich. Hier wie dort zeigen die Zellen eine tangential gestreckte Form und sind mit einer zarten Kutikula überzogen, ähnlich wie wir es bei den Schattensprossen der erwachsenen Pflanzen sehen. Bezüglich des Periderms verhalten sich die Keimlinge nicht anders als die Sprosse der erwachsenen Pflanze. Das primäre Rindenparenchym ist im allgemeinen bei den Sonnenpflanzen mächtiger entwickelt als bei den Schattenpflanzen. Das Kollenchym zeigt in Sonne und Schatten etwa gleiche und zwar ziemlich schwache Ausbildung. Steinzellen fehlen sowohl in der Sonne wie im

Schatten gänzlich, und zwar nicht nur im Epikotyl, sondern auch in den Internodien des bei Sonnenkeimlingen darauf folgenden Langtriebes.[1]) Die Bastbeläge der Leitbündel sind in Sonnen- und Schattenkeimlingen quantitativ völlig gleich entwickelt und unterscheiden sich nur in geringfügiger Weise dadurch, daß die Zellwände in der Sonne teilweise etwas stärker verdickt sind. Fast sämtliche Zellen weisen ein deutliches Lumen auf. Kalziumoxalat findet sich in der Rinde der Schattenkeimlinge sehr spärlich, in derjenigen der Sonnenkeimlinge massenhaft. Keine Beziehung zum Licht besitzen aber die großen Oxalatmengen, die die Bastbeläge außenseits gleichsam einhüllen. Der Holzkörper zeigte bei den Sonnenpflanzen schon reichlich sekundär gebildetes Holz, während bei den Schattenpflanzen die Kambiumtätigkeit kaum begonnen hatte. Die Wandungen der Holzelemente waren in der Sonne dicker und von dichterer Konsistenz, die Gefäße weitlumiger als im Schatten. Das Mark erschien im Schatten ein wenig, aber unerheblich großzelliger und wies hier etwas schwächere Wände auf. Die Markzellen der Sonnenpflanzen waren vollgepfropft mit großen, eckigen Stärkekörnern, wogegen im Mark der Schattenpflanzen nur kleine, runde Stärkekörner in weit geringerer Zahl vorhanden waren.

Überblicken wir kurz diese Befunde, so müssen wir die zwischen den Achsen von Sonnen- und Schattenkeimlinge zutage getretenen Bauunterschiede zum einen Teil (Holzkörper, Stärke, Kalziumoxalat) auf die besseren Assimilationsbedingungen und den regeren Stoffwechsel der Sonnenlage, zum andern Teil (Periderm) wohl, wie bei der erwachsenen Pflanze, auf direktere Einwirkung des Lichts zurückführen. — In den primären Geweben aber sind die Unterschiede auffallend gering. Einzig das Rindenparenchym zeigt erheblichere Abweichungen. Hinsichtlich der Oberhaut, des Kollenchyms, der Steinzellen, der Bastbeläge fehlten die bei den Sprossen des älteren Baumes gefundenen Licht- und Schattenunterschiede so gut wie ganz. Hierin liegt eine weitere Stütze für die schon hinsichtlich der Blätter durch de Bois und Nordhausen (II) experimentell begründete Behauptung, daß die Fähigkeit der Buchensprosse, direkt auf die Bedingungen der Umwelt zu reagieren, ziemlich eng begrenzt ist und daß wir deshalb die an den Sprossen des erwachsenen Baumes gefundenen Unterschiede wesentlich auf die vorhergehende Vegetationsperiode zurückführen müssen.

Beachtenswert ist aber weiterhin, daß der in Sonnen- und Schattenlage nahezu gleichartige Bau der Keimlingsachsen sehr viele Anklänge gerade an den Bau der Schattensproßachsen der älteren Pflanze zeigt: ich erinnere nur an die Form der Oberhautzellen, die Ausbildung des Kollenchyms und der Bastfasern und, vor allem, an das Fehlen der Steinzellen. Diese Tatsache ist deshalb von besonderem Interesse, weil in zwei kürzlich

---

[1]) Diese Tatsache bestätigte sich auch an sehr üppigen Baumschulkeimlingen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte.

erschienenen Arbeiten (Schramm und Nordhausen III) die gleiche Übereinstimmung hinsichtlich der Blätter dargetan worden ist. Beide Autoren haben unabhängig voneinander gezeigt, daß Keimlingsblätter auch bei sonnigem Standort den Bau der typischen Schattenblätter aufweisen; und daß deshalb in den Schattenblättern eine Wiederholung, gleichsam ein durch mangelhafte Existenzbedingungen hervorgerufener Rückschlag zur Jugendform zu sehen ist. Es steht nach meinen Befunden nichts im Wege, diese Auffassung auch auf die Sproßachsen auszudehnen.

Die Knospen der Buche.

Auch die Knospen der Buche zeigen, ebenso wie die übrigen Teile des Sprosses, gewisse, durch die Verschiedenheit des Lichtgenusses bedingte Bauabweichungen. De Bois macht hierüber schon einige Angaben, die ich im Folgenden in einigen Punkten ergänzen möchte.

Sofort fällt in die Augen, daß Sonnenknospen erheblich größer sind als Schattenknospen. Hierzu trägt zunächst die bei ersten erheblichere Größe des Vegetationskegels bei. Ferner wirkt die in Sonnenknospen meist größere Anzahl von jungen Laubblättern mit, wenn auch in der Größe derselben ein von der Lichtlage abhängiger Unterschied nicht besteht. Besonders maßgebend hierfür sind aber die Knospenschuppen, deren Zahl und Abmessungen in der Sonne beträchtlich größer sind. Die Knospenschuppen, die bei der Buche den Wert von Nebenblättern haben, stellen ja den eigentlichen Knospenschutz dar; und es ist verständlich, daß dieser in freier Lage, wegen der hier viel größeren Gefahr des Austrocknens durch Hitze und Wind, ein besserer ist. — Daß die Zahl der Schuppen unter dem Einflusse besserer Beleuchtung sich vergrößert, tritt besonders klar hervor, wenn man Knospen, die die gleiche Zahl von Laubblättern enthalten, gegenüberstellt. Beim Vergleiche von Knospen mit je 4 Blättern z. B. zählte ich in der Sonne 2—3 Paar Schuppen mehr als im Schatten, was übrigens den von de Bois angegebenen Durchschnittswerten entspricht.

Die Knospenschuppen bestehen in ihren frei an die Außenluft grenzenden Teilen aus dickwandigen, verholzten Sklerenchymfasern, während die nach innen zu gelegenen Teile oder ganzen Schuppen mehr und mehr zartwandig werden. Fertigt man im Laufe des Winters Querschnitte durch die derbwandigen Teile an — die zartwandigen bieten kaum Vergleichspunkte — so lehrt deren Betrachtung Folgendes: Die Gesamtdicke der Schuppen ist bei Sonnenknospen doppelt, ja mehr als doppelt so groß als bei Schattenknospen, was durch Vergrößerung der einzelnen Zellen sowie, in geringerem Maße, durch Vermehrung ihrer Anzahl bewirkt wird. Die Wanddicke behält zur Größe der Zellen immer dasselbe Verhältnis bei. Die Schuppen sind stets von rudimentären Leitbündeln durchzogen, welche gleichfalls in der Sonne einen

größeren, oft doppelt so großen Durchmesser besitzen. Eine dichtere Verteilung derselben bei den Schuppen der Sonnenknospen — etwa entsprechend dem dichteren Adernetz der Sonnenlaubblätter — war jedoch nicht nachzuweisen.

Die Asymmetrie der Buchen- und Ulmenblätter.

Was den Einfluß des Lichtes auf die Laubblätter betrifft, so berücksichtige ich diesen nur hinsichtlich einer Sonderfrage; und zwar werde ich — insbesondere unter Bezugnahme auf eine neuerdings zutage getretene Meinungsverschiedenheit — einige die Asymmetrie der Buchen- und Ulmenblätter betreffende Punkte kurz besprechen.

Nordhausen (I) hat die, bei Buche und Ulme, zwischen den verschiedenen Sprossen eines Baumes bestehenden, bereits von Wiesner (I) erkannten Unterschiede im Asymmetriegrade der Blätter auf Verschiedenheiten der Beleuchtungsintensität zurückgeführt. Er stellte fest, daß der Unterschied der Blatthälften bei der Ulme in besonnter, bei der Buche in beschatteter Lage ein größerer sei als unter den entgegengesetzten Beleuchtungsbedingungen. Daneben war sowohl Wiesner wie Nordhausen nicht entgangen, daß gleichzeitig auch zwischen den verschiedenen Blättern ein und desselben Sprosses Unterschiede des Asymmetriegrades bestehen. Diesen letzteren Unterschieden geht nun Boshart in einer unlängst erschienenen Arbeit (I) mit besonderer Sorgfalt nach; und auf Grund der Tatsache, daß „die Blätter desselben Sprosses an der Basis asymmetrische, an der Spitze symmetrische Gestalt besitzen, obwohl sie gleicher Beleuchtung ausgesetzt sind" (I, S. 109), glaubt er jeglichen Einfluß des Lichtes auf den Asymmetriegrad der Blätter leugnen zu dürfen. Diese Schlußfolgerung Bosharts ist jedoch nicht berechtigt. Denn in gleicher Weise würde man auch jeden Einfluß des Lichtes bezw. Schattens auf die Größe der Blätter bestreiten müssen, da ja zwischen den einzelnen Blättern eines Sprosses neben den Asymmetrieunterschieden auch erhebliche Größenunterschiede bestehen. Und doch wird niemand hierdurch veranlaßt werden, den gerade bei der Buche längst allgemein anerkannten Einfluß des Beleuchtungsgrades auf die Blattgröße in Zweifel zu ziehen. Da Boshart aber den Vergleich korrespondierender Blätter verschiedener Sprosse ganz unterlassen hat und auch die Anwendung von Meßmethoden, obwohl schon Wiesner (I) solche mit großer Sorgfalt zur Anwendung gebracht hatte, für überflüssig hält (II, S. 31), so wird man seinem Einwand nicht allzuviel Gewicht beimessen können.

Gleichwohl schien es mir von Interesse zu sein, die Frage durch erneute Messungen zu prüfen. Wenn auch die von Nordhausen (I, 18) zum Zwecke der Gewinnung zuverlässiger Durchschnittswerte angewandte Maßnahme, das erste und die letzten Blätter der Sprosse bei der Messung unberücksichtigt zu lassen, einwandfreie Ergebnisse verbürgt, so wandte ich doch mit

Rücksicht auf den erwähnten durch Boshart in das Problem eingeführten neuen Gesichtspunkt eine noch weitergehende Vorsicht an. Ich verglich nämlich — zahlenmäßig — bei der Buche nicht nur Langtriebe und Kurztriebe gesondert, sondern auch in jedem einzelnen Falle die ersten und die letzten Blätter der Sprosse für sich. Dabei bediente ich mich meist der von Wiesner (I) eingeführten Methode des Auswägens der Blatthälften, zum Teil auch der unmittelbaren Flächenausmittelung der Blatthälften mit Hilfe des Planimeters.[1]) Letzte Methode wurde bei der Ulme ausschließlich angewandt. Natürlich können zahlenmäßig nur Größenunterschiede, nicht Formunterschiede dargestellt werden; dessen ungeachtet aber geben unsere Ziffern für die Buche ein recht genaues, für die Ulme ein zum mindesten hinreichendes Bild der tatsächlichen Asymmetrieverhältnisse. — Den Vergleichen wurden selbstverständlich — mit Rücksicht auf die gerade hinsichtlich der Asymmetrie sehr erheblichen individuellen Verschiedenheiten der Pflanzen gleicher Spezies — stets Sprosse ein und desselben Individuums zugrunde gelegt.

Buche (*Fagus silvatica* L.).

a) Langtriebe.

1. Die ersten drei Blätter je eines Sprosses (Wägung).[2])

Sonne (10 Blätter am Sproß) 1 : 1,20
Schatten (4 „ „ „) 1 : 1,38

2. Endblätter einer größeren Anzahl von Sprossen (Wägung).

Sonne (7 Endblätter) 1 : 1,012
Schatten (6 „) 1 : 1,06

3. Sämtliche Blätter je eines Sonnen- und Schattensprosses einzeln (Planimeter).

Es verhält sich die kleinere Blatthälfte zur größeren wie 1 zu den folgenden Ziffern:

Blatt	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sonne	1,075	1,13	1,04	1,10	1,046	1,005	1,052	1,038	sehr klein	
Schatten	1,195	1,192	1,287	1,286	1,11	1,032				

b) Kurztriebe.

1. Die drei ersten Blätter je eines Sprosses (Wägung).

Sonne (5 Blätter am Sproß) 1 : 1,238
Schatten (4 „ „ „) 1 : 1,322

---

[1]) Für die liebenswürdige Überlassung des Planimeters spreche ich Herrn Privatdozenten Dr. Neuendorff meinen verbindlichsten Dank aus.

[2]) In der Regel wurden die einander entsprechenden Blatthälften mehrerer Blätter gemeinsam gewogen; die Ziffern geben also das durchschnittliche Verhältnis der kleineren zur größeren Blatthälfte an.

2. Je 4 Endblätter (Wägung).

Sonne	1 : 1,111
Schatten	1 : 1,196

3. Sämtliche Blätter einzeln planimetriert.

	1	2	3	4
Sonne	1,1	1,098	1,16	1,05
Schatten	1,29	1,10	1,29	1,057

Ulme.

Sämtliche Messungen mittels Planimeters. Es verhält sich die kleinere Blatthälfte zur größeren wie 1 zu den folgenden Ziffern.

Blatt	*Ulmus scabra* Miller Drei verschiedene Bäume						*Ulmus campestris* L.	
	So	Sch	So	Sch	So	Sch	So	Sch
1	1,88	1,30	1,57	1,40	2,64	1,53	1,32	—
2	1,37	1,20	1,50	1,21	1,55	1,45	—	—
3	1,34	1,18	1,33	1,12	—	1,26	1,39	0,91
4	1,64	1,17	1,10	1,00	1,36	1,13	—	1,11
5	1,29	1,14	1,14	0,95	—	1,19	1,21	1,04
6	1,54		Im Mittel:		1,27		—	1,09
7	1,11		1,33	1,14	—		1,16	
8	1,39				1,21		—	
9	1,38						1,31	
10							—	
11							1,08	
12							—	
13							1,14	
14							—	
15							1,44	

Jede einzelne der vorstehenden Messungen bestätigt die Feststellung Nordhausens, daß die Beleuchtungsverhältnisse einen modifizierenden Einfluß auf die Blattasymmetrie ausüben. Und zwar ist — in Übereinstimmung mit Nordhausens Angaben — der Unterschied der Blatthälften bei der Buche stets im Schatten, bei der Ulme in der Sonne ein größerer. Dabei wurden die der Messung unterworfenen Sprosse beliebig gewählt; sie entsprechen dem Durchschnitt und stellen nicht etwa Ausnahmefälle dar. Bei der Ulme wurden jedoch streng alle diejenigen Sprosse ausgeschlossen, welche den Charakter von Adventivsprossen zeigen, wie Wasserreiser, Wurzelschosse usw. Denn diese zeigen ganz abweichende Blattformen (vgl. Nordhausen I, S. 15). — Im einzelnen betrachtet, lehren die Messungen, was zunächst die Buche betrifft, daß die ersten Blätter der Langtriebe den Gegensatz zwischen Sonne und Schatten viel deutlicher zeigen als die letzten. Das ist angesichts der schon an sich sehr geringen Asymmetrie der Endblätter nicht zu verwundern. Bei den Kurztrieben, die diese Abnahme der Asymmetrie nach der Sproßspitze hin in viel ge-

ringerem Maße aufweisen und außerdem für uns den Vorteil einer in Sonnen- und Schattenlage gleichen Blattzahl besitzen, ist der Gegensatz an sämtlichen Blättern deutlich. Ebenfalls ist er bei der Ulme überall klar ausgeprägt; der Vergleich der einzelnen Zahlenaufnahmen läßt aber zugleich die starken individuellen Schwankungen erkennen.

Die Planimeteraufnahmen veranschaulichen auch die von Boshart hervorgehobenen Gradunterschiede der Asymmetrie am einzelnen Sproß in klarer Weise. Wir sehen, daß bei der Buche in der Regel nicht die ersten, sondern die diesen folgenden, bestausgebildeten Blätter das Maximum der Asymmetrie aufweisen. Alsdann sinkt der Asymmetriegrad bei Langtrieben bis zu annähernder Symmetrie. — Die Ulme verhält sich in mancher Hinsicht anders, zunächst insofern, als hier das erste Blatt jedes Sprosses im allgemeinen die stärkste Ungleichseitigkeit zeigt; des weiteren darin, daß die Abnahme des Asymmetriegrades nach der Spitze des Sprosses zu nicht annähernd so weit geht wie bei der Buche. Dieselbe ist überhaupt nur in groben Umrissen festzustellen, während im einzelnen viele regellose Schwankungen das Bild trüben. In einem Falle (Zahlenaufnahme 4) stellte sich zufällig sogar das allerletzte Blatt als das allerungleichseitigste heraus! — Jedenfalls wird Bosharts Angabe, daß das letzte Blatt bezüglich seiner Symmetrieverhältnisse keine Sonderstellung einnehme, durch unsere Messungen bestätigt.

Als Ursachen der letztbesprochenen Erscheinungen werden wir — mit Boshart — nur innere Faktoren ansehen können, ebenso wie ja die mit asymmetrischer Blattform stets verbundene Sproßdorsiventralität als solche zweifellos auf innere Faktoren zurückgeführt werden muß. Boshart stellt nun (z. B. II, S. 30) die am einzelnen Buchen- und Ulmenjahrestrieb auftretenden Änderungen des Asymmetriegrades unmittelbar in Parallele zu der von *Acer* bekannten Tatsache, daß Seitensprosse im Laufe der Jahre von dem ihre Dorsiventralität bedingenden Einflusse ihrer Mutterachse unabhängig und infolgedessen mehr und mehr radiär werden. In der Tat aber liegen bei der Buche die Dinge ganz anders. Denn mögen Buchensprosse auch noch so viele Jahre fortwachsen: sie werden doch nie radiär bezw. ihre Blätter symmetrisch, sondern jeder neue Jahrestrieb, mag er einen älteren Zweig fortsetzen oder aus einer Achselknospe hervorgehen, beginnt stets wieder in der bekannten Weise mit stark asymmetrischen Blättern, um mit weniger asymmetrischen zu schließen. Möglicherweise allerdings geht Boshart, ohne freilich in seiner Arbeit irgendwie darauf hinzuweisen, von der Voraussetzung aus, daß die Jahrestriebe der Buche in gleicher Weise wie die der Ulme ihren Sproßgipfel frühzeitig abwürfen und durch Seitentriebe ersetzten, d. h. ausnahmslos den Charakter von Seitensprossen besäßen. Diese insbesondere in Wiesners Schriften (II, S. 3; III, S. 676; V, S. 85) mehrfach wiederkehrende Ansicht ist jedoch,

wie mich eingehende Nachprüfungen gelehrt haben, irrig: die Buche besitzt im Gegenteil dauernd tätige Vegetationspunkte; ihre Sprosse sind — normalerweise — sämtlich Monopodien.[1]) Da sich somit Haupttriebe und Seitentriebe völlig gleich verhalten, darf man vielleicht eher annehmen, daß in der jährlichen Periode der Asymmetrie ein ähnlicher Jahresrhythmus zum Ausdruck komme wie z. B. in dem gesetzmäßigen Zu- und Abnehmen der Blattgröße an den einzelnen Jahrestrieben.

Wenig einleuchtend dünkt mich bezüglich der Buche auch die Ansicht Bosharts (I, Zsfssg.), daß die in der Blattasymmetrie zum Ausdruck kommende Dorsiventralität auf einer „Schwächung" des Seitensprosses durch den Muttersproß, der Übergang zum radiären Bau bezw. die Abnahme der Asymmetrie nach der Spitze des Sprosses zu aber auf einer besseren Ernährung beruhe. Denn daß gerade der Gipfel eines Buchensprosses, wo die Achse am schmächtigsten ist und die Blätter am kleinsten sind, der bestern ährte Teil desselben sei, dürfte doch recht schwer zu begründen sein. Hiergegen spricht auch bei *Ulmus* das regelmäßige Abfallen des Sproßgipfels, welches manche Autoren, z. B. N. J. C. Müller (S. 300) geradezu auf Nahrungsmangel zurückführen.

Endlich konnte ich auch nicht finden, daß — wie Boshart (z. B. II, S. 27 und 29) angibt — zwischen der Blattasymmetrie und dem dorsiventralen Bau der Sproßachsen ein strengerer Parallelismus bestehe. Bei *Fagus* zeigt die Sproßachse an der Spitze der Langtriebe trotz fast symmetrischer Blätter genau den gleichen, typisch dorsiventralen Trapezquerschnitt wie an der mit stark asymmetrischen Blättern besetzten Basis. Und bei *Ulmus* konnte ich auch an Sprossen, deren Blätter eine inverse Asymmetrie besaßen, nämlich an Wurzelschossen (vergl. Nordhausen I, S. 16), den gleichen hypotrophen Bau wie an normalen Ulmensprossen nachweisen.

Ergebnisse.

Die anatomische Struktur der Buchensproßachsen wird in mehreren Punkten, ähnlich wie die der Blätter, durch den Einfluß verschiedener Beleuchtungsstärke abgeändert. Zwischen Langtrieben und Kurztrieben bestehen außerdem eine Reihe von anatomischen Unterschieden, die zum Teil gewisse Licht- und Schattenmerkmale andeutungsweise widerspiegeln.

Bei den Keimlingsachsen der Buche bewirken Beleuchtungsunterschiede nur geringe anatomische Bauabweichungen. Die Achsen auch der im Licht gewachsenen Keimlinge weisen in ihrem Bau Anklänge an den Bau der Schattensprosse älterer Pflanzen

[1]) Nachträglich fand ich bei zahlreichen älteren Autoren Angaben, die mit meinem Befunde übereinstimmten: so bei Henry (S. 316), Wigand (S. 56), Döll (S. 541), Th. Hartig (S. 223), N. J. C. Müller (S. 428 u. 497). Nur Wigand (an anderen Stellen seines Buches, S. 66 u. S. 139) und in daran anklingender Weise Büsgen (I, S. 3; II, S. 50) und L. Klein (S. 209) geben an, daß neben monopodialer Sproßfortpflanzung auch ein Abwerfen der Endknospen „oft" bezw. „nicht selten" vorkomme.

auf, ähnlich wie dies erst kürzlich durch Schramm und Nordhausen (III) für die Primärblätter nachgewiesen wurde.

Die Knospen der Buche weichen in besonnter Lage nach Zahl, Größe und innerem Bau der Knospenschuppen von denen des Schattens ab.

Gegenüber Boshart konnte der Einfluß der Beleuchtung auf den Grad der Blattasymmetrie, wie er von Nordhausen behauptet wurde, durch genaue Messungen erneut festgestellt werden.

Diese Arbeit ist in den Jahren 1911 bis 1912 im Botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt worden. Es gereicht mir zu besonderer Freude, meinen verehrten Lehrern, Herrn Geheimrat Professor Dr. Reinke und Herrn Professor Dr. Nordhausen für die mir in reichem Maße gewährte Anregung und Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zitierte Literatur.

Areschoug, Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die Anatomie der Blattorgane. (Englers Bot. Jahrb. Bd. 2. 1882.)

de Bois, Het bepalen der gevoelige periode van den invloed van het licht op de structuur der bladschijf. (Handelingen van het fijfde Vlaamsch Natuur- und Geneeskundig Congres. Brugge 1901.)

Boshart, I. Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. (Flora, N. F. Bd. 3. 1911.)

— II. Über die Frage der Anisophyllie. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30. 1912.)

Büsgen, I. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.

— II. Cupuliferen. In Kirchner, Loew, Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. II. Stuttgart 1911.

Döll, Flora des Großherzogtums Baden. Bd. II. Karlsruhe 1859.

Douliot, I. Influence de la lumière sur le développement du liège. (Journ. de Bot. 1889.)

— II. Recherches sur le périderme. (Ann. des sc. nat. Botanique. Sér. 7. T. 10. 1889.)

Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (Ann. des sc. nat. Botanique. Sér. 7. T. 5. 1887.)

Goebel, Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. (In Schenks Handbuch der Botanik. Bd. II.)

Hartig, R., Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Berlin 1901.

Hartig, Th., Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin 1878.

Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. (Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1904.)

Henry, Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntnis der Laubknospen. (Nova Acta Acad. Carol. Leop. Bd. 22. T. 1. 1846.)

v. Höhnel, Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. 76. 1. 1877.)

Klein, L., Forstbotanik. Tübingen 1903. (Sonderabdruck aus Loreys Handbuch der Forstwissenschaft. 2. Aufl.)

Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers etc. (Sitzungsber. der Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin. 1877.)

Kohl, Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.

Laborie, Sur l'anatomie des pédoncules, comparée à celle des axes ordinaires. (Comptes rend. de l'Acad. des Sc. Vol. 99. Nr. 24. 2. sem. 1884.)

Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 110. 1. 1901.)

Mer, Influence de l'exposition sur l'accroissement du bois des sapins. (Journ. de Bot. Bd. 2. 1888.)

Müller, N. J. C., Botanische Untersuchungen. Bd 1. Heidelberg 1877.

Nilsson, Das Assimilationssystem des Stammes. (Bot. Zentralbl. Bd. 27. 1886.)

Nordhausen, I. Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1901.)

— II. Über Sonnen- und Schattenblätter. [1. Mitt.] (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 21. 1903.)

— III. Über Sonnen- und Schattenblätter. [2. Mitt.] (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30. 1912.)

Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. (Bot. Zentralbl. Bd. 11. 1882.)

Poulsen, Om Korkdannelse paa Blade. (Videnskabelige meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn. 1875.)

Ricôme, Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. (Ann. d. sc. nat. Botanique. Sér. 8. T. 7. 1898.)

Schimper, A. F. W., I. Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. (Bot. Zeitg. 1888.)

— II. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Schramm, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. (Flora. N. F. 4. 1912.)

Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904.)

Stahl, I. Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. (Bot. Zeitg. 1880.)

— II. Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 16. N. F. 9. 1883.)

Trautwein, Über Anatomie einjähriger Zweige und Blütenstandsachsen. (Diss. Halle 1883.)

Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. (Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. I. Bd. 19. 1906.)

Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896.

Wiesner, I. Beobachtungen über den Einfluß der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 58. 1. 1868.)

Wiesner, II. Der aufsteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. (Bot. Zeitg. 1889.)

— III. Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Abh.: Die Anisomorphie der Pflanze. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 101, 1. 1892.)

— IV. Experimenteller Nachweis paratonischer Trophieen beim Dickenwachstum. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 14. 1896.)

— V. Biologie der Pflanzen. 2. Aufl. Wien 1902.

Wigand, Der Baum. Braunschweig 1854.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 5. Dezember 1913.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Zur Öffnungsmechanik der Antheren.

Von

Martin Schips

aus Rothenthurm (Schweiz).

Mit 6 Figuren im Text.

Einleitung.

1. Geschichtlicher Überblick.

Das Studium des Öffnungsmechanismus der Antheren hat seit mehr als hundert Jahren das Interesse in Anspruch genommen. Den Anstoß dazu gab Mirbel (1808), welcher der Bewegung der Antherenklappen eine mechanische Ursache zugrunde legte. Aus der am Schlusse beigegebenen, chronologisch geordneten Literaturübersicht geht hervor, daß bis zum Anfang der achziger Jahre des vorigen Jahrhunderts nur wenige, zeitlich ziemlich weit auseinanderstehende Veröffentlichungen über das Antherenproblem vorliegen; seit Schinz (1883) ist dagegen die Reihenfolge der Publikationen ununterbrochen.

Die genauere Geschichte dieser Forschungen wurde wiederholt dargestellt, so von Schinz (1883), Schrodt (1885), Steinbrinck (1895, 1), in neuerer Zeit von Colling (1905, S. 5—13), Kuhn (1908, S. 1 ff.), Schneider (1908, S. 5 ff.); der zuletzt genannte hat die Literatur nach den darin vertretenen Ansichten in einer Übersicht zusammengefaßt. Ich glaube somit von einer allgemeinen Darstellung der Geschichte des Antherenproblems bis Schneider absehen zu dürfen. Dagegen halte ich es für zweckmäßig, jedem Kapitel eine spezielle Einführung voranzustellen, welche die bisherige Entwicklung der betreffenden Einzelfrage oder der betreffenden Versuchsordnung enthält.

Die allgemeine Entwicklung der Frage seit Schneider soll im folgenden an Hand der seither erschienenen Arbeiten dargestellt werden.

Zur Zeit, in welche die Arbeit Schneiders fällt (1908), hatte sich die Frage soweit abgeklärt, daß sich seit fünf Jahren nur noch zwei Ansichten gegenüberstanden, „von denen die eine für

Hygroskopie, die andere für Kohäsion als Öffnungsursache eintritt" (Schneider, 1908, S. 7). Vertreter der ersten Ansicht sind nach der Zusammenstellung von Schneider (S. 6): Schrodt (1885), Leclerc du Sablon (1885), Steinbrinck (1891–1898), Brodtmann (1898), Schwendener (1899), Colling (1905); nach ihnen ist die Öffnungsursache „hygroskopische Schrumpfung der dünnen Faserzellmembranen"; Kamerling (1898) und Steinbrinck (seit 1898) sahen dagegen die Öffnungsursache in der „durch Kohäsionszug des schwindenden Füllwassers bewirkten Einfaltung der dünnen Membram der Faserzellen". Schneider trat der ersten Ansicht bei; nach seinen Versuchen (vgl. seine Zusammenfassung, S. 77 ff.) bewirkt die Kohäsionskontraktion „oft gar keine oder sonst nur sehr geringe Krümmung der Querschnitte von *Tulipa*", die *Tulipa*-Anthere ist vielmehr „ein extremer Typus eines hygroskopischen Mechanismus"; hygroskopisch sind die Verdickungsfasern, und zwar „die innere Seite der Faserbögen stärker als die äußere"; „die dünnen Membranen sind ebenfalls hygroskopisch."

Steinbrinck (1909, S. 1 ff.) griff diese Ergebnisse sofort an und hielt, gestützt besonders auf seine später zu besprechenden Versuche mit der Luftpumpe, die Kohäsionstheorie aufrecht. Gegen diese Versuche hat Schneider dann (1909, S. 200) eine Publikation angekündigt; doch ist eine solche bis jetzt noch nicht zu meiner Kenntnis gelangt. Im übrigen beziehen sich diese und die folgenden Veröffentlichungen Steinbrincks und Schneiders auf spezielle Untersuchungen über das Aufreißen der Naht und kommen deshalb hier nicht weiter in Betracht.

Außer Steinbrinck und Schneider hat sich seit 1908 nur noch Hannig mit dem Antherenproblem beschäftigt (1910); er vertritt mit Steinbrinck im Gegensatz zu Schneider die Kohäsionstheorie. „Die Öffnung der Antheren beruht auf Kohäsionsmechanismus. Hygroskopische Austrocknung und Krümmung der Membranen kann im allgemeinen erst in Betracht kommen, wenn die Antheren schon längere Zeit vollständig geöffnet waren" (S. 215).

Es hat sich demnach der Stand der Frage seit Schneider nicht wesentlich verändert; es stehen sich immer noch die Schrumpfungs- und die Kohäsionstheorie gegenüber. Dies kommt auch in den Lehr- und Handbüchern zum Ausdruck. Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909, S. 505 f.), Schwendener (Mechan. Probleme, 1909, S. 130) und Warming-Johannsen (1909, S. 527) stehen auf Seite der Schrumpfungstheorie; Pfeffer (Pflanzenphysiologie, 1904, II. Bd., S. 542) erklärt sich für keine der beiden Theorien; Jost (Pflanzenphysiologie, 1908, S. 492) und Tröndle (Handwb. d. Naturw., I. Bd., S. 1119, Jena 1912) vertreten die Kohäsionstheorie.

Im folgenden sollen diese beiden Theorien charakterisiert und die Gründe, welche ihre Vertreter anführen, angegeben werden, um so einen Überblick über den gegenwärtigen Stand der Frage zu erhalten.

2. Gegenwärtiger Stand der Frage.

In der Wand der Antherenfächer lassen sich von außen nach innen drei Lagen von Zellen unterscheiden: zu äußerst die Epidermis, dann die Faserschicht, so genannt nach den faserförmigen Wandverdickungen ihrer Zellen, und zu innerst das Tapetum, welches bei reifen Antheren meist bis auf kleine Reste resorbiert ist. Die Faserzellen können verschieden ausgebildet sein: als Bank-, Stuhl-, Griff-, Doppelstern-, Ring- und Schraubenzellen; mit Ausnahme der drei letzten ist bei allen die Innenwand, d. h. die gegen die Klappenhöhle zuliegende, stärker verdickt als die Außenwand. Näher werden diese anatomischen Verhältnisse beschrieben von Schinz (1883), Steinbrinck (1895, 1), Colling (1905) und besonders eingehend in der nur anatomischen Arbeit von Kuhn (1908).

Nach der Schrumpfungstheorie kommt nun die Öffnung dadurch zustande, daß die Membranen der Faserzellen, nachdem diese das Füllwasser verloren haben, infolge des Verlustes des Imbibitionswassers sich verkürzen; da die Wände hierbei Arbeit leisten, sind sie straff gespannt. — Bei Öffnung auf Grund des Kohäsionsmechanismus dagegen sind die Faserzellen während der Bewegung mit Flüssigkeit gefüllt. Durch Austrocknen verringert sich das Volumen des flüssigen Zellinhaltes und dieser zieht vermöge der Kohäsion seiner Teile untereinander und ihrer Adhäsion an den Membranen diese letzten in Falten.

Die Beobachtungen, welche zugunsten dieser Theorien von ihren Vertretern angeführt werden, sind folgende:

I. Für die Schrumpfungstheorie.

1. Öffnung der Antheren erfolgt erst, wenn die Zellen keinen flüssigen Inhalt mehr besitzen; Brodtmann (1898, S. 42), Schwendener (1899, S. 102), Colling (1905; von den über 100 untersuchten Arten begann nur bei vier die Öffnungsbewegung vor dem Verschwinden des flüssigen Zellinhaltes), Schneider (1908, S. 29 ff.).

2. Die dünnen Membranen sind bei geöffneten Antheren straff gespannt; Schwendener (1899, S. 103), Schrodt (1901, S. 487), Colling (1905, S. 19).

3. Kohäsionswirkung ist tatsächlich vorhanden, ist aber zu unbedeutend, als daß sie quantitativ den Öffnungsvorgang zu erklären vermöchte; Schneider (1908, S. 29—36).

II. Für die Kohäsionstheorie.

1. Die Faserzellen sind während der Öffnung sämtlich oder doch in ihrer überwiegenden Mehrheit mit Flüssigkeit gefüllt; Steinbrinck (1898, S. 102f.; 1899, S. 169f., S. 102; 1900, S. 50; 1906, S. 722), Hannig (1910, S. 204 und 212). Schrodt beobachtet dasselbe an „eben aufgebrochenen“ Antheren und stellt sie deshalb ausdrücklich in Gegensatz zu den „trockenen, geschrumpften“ (1901, S. 486).

2. Die dünnen Membranpartieen sind in trockenen Antheren gefaltet. Schinz (1883, S. 29ff.) und Schrodt (1885, S. 35 und 39) beobachteten Faltungen der an die Epidermis angrenzenden Membran der Faserzellen. Solche sind aber für den Kohäsionsmechanismus nicht beweisend; denn sie können (vgl. Schinz, S. 30) auch infolge von Schrumpfung entstehen, wenn die Hygroskopizität der tangentialen Außenwände nicht so stark ist, daß sie der Verkürzung der Radialwände zu folgen vermag. Falten der Radialwände konstatierte Steinbrinck an tangentialen Mikrotomschnitten (1898, S. 103; 1899, S. 169, mit Fig. 1—4; 1901, S. 555; 1906, S. 672, mit Fig.; 1909, S. 303), Hannig an „mäßig dicken“, mit der Hand hergestellten Schnitten (S. 212, mit Fig. 5).

3. Bei Verunmöglichung der Kohäsion bleibt die Öffnung aus, auch wenn der hygroskopische Mechanismus funktionsfähig bleibt. Es gehören hierher folgende Versuche:

a) Bei dünnen Querschnitten, deren Zellen sämtlich oder doch zum größten Teil angeschnitten sind, ist die Wirkung der Kohäsion ausgeschlossen; nach Steinbrinck (1899, S. 103; 1906, S. 721ff.) öffnen sich solche Schnitte nicht mehr.

b) Geöffnete Antheren, auf flüssiges Wasser oder in eine feuchte Kammer gelegt, beginnen sich zu schließen. Unterbricht man die Schließung, bevor die Lumina sich mit flüssigem Wasser gefüllt haben, so ist beim nachfolgenden Austrocknen Kohäsion verunmöglicht. Diese Methode benutzte Steinbrinck bei *Selaginella*-Sporangien, Moosblättern und Blättern von Dünengräsern (1902, S. 127; 1903, S. 190 und 127; 1908, S. 406); außer ihm Ursprung (1903) beim *Aneimia*-Annulus (S. 639) und beim *Psilotum*-Sporangium (S. 663). Antheren behandelte nach dieser Methode bis jetzt nur Haberlandt (Pflanzenanatomie 1909, S. 505); seine Ergebnisse sprechen gegen die Kohäsionstheorie.

c) Eine dritte Methode wurde von Steinbrinck angewandt; sie möge der Kürze halber „Vakuummethode“ genannt werden. Vollreife, aber noch nicht geöffnete Antheren werden mindestens 24 Stunden in absoluten Alkohol gelegt und darauf im Vakuum getrocknet; sie öffnen sich nicht. Die Öffnung bleibt nach Steinbrinck deshalb aus, weil bei dem schnellen Verdunsten des Alkohols im Vakuum die Flüssigkeit bereits zu Beginn der Austrocknung reißt; hierdurch ist die Kohäsion ausgeschaltet. Steinbrinck (1899, S. 105; 1900, S. 222, 282 und 395; 1906, S. 723; 1909, S. 3); Abbildungen der von ihm verwandten Apparate finden sich in „Physikalische Zeitschrift“, 2. Jahrg. (1901, S. 495) und „Flora“, Bd. 94 (1905).

4. Die Antheren öffnen sich bei Besonnung auch im feuchten Raum unter Abgabe von bis 70 % Wasser. Hierbei wird den Zellwänden nicht soviel Wasser entzogen, daß hygroskopische Verkürzung eintreten könnte; also Öffnung unter Ausschluß der Hygroskopizität. Hannig (1910, S. 197ff.). —

Die Übersicht der unter I. und II. aufgeführten Gründe zeigt, daß sich die Beobachtungen der Forscher in wichtigen Punkten, so in bezug auf die Luftfüllung der Zellen während des Öffnens,

sowie in bezug auf das Vorkommen von Falten direkt widersprechen. Es ist demnach zuerst eine neue Prüfung dieser Verhältnisse vorzunehmen, wobei es sich besonders darum handelt, zu ermitteln, wieviel Kohäsion und Hygroskopizität, jede für sich, bei der Antherenöffnung leisten können und wieviel sie beim natürlichen Öffnungsvorgang tatsächlich leisten.

Die Beantwortung dieser Frage soll im ersten Teil der vorliegenden Arbeit versucht werden; Gegenstand eines folgenden Teiles ist das Studium der Wirkungsweise der Kraft, welche nach dem Ergebnis des ersten Teiles die Öffnung verursacht.

I. Teil. Über die Größe des Kohäsionszuges des Füllwassers und der Hygroskopizität der Zellwände in den Faserzellen von Antheren.

I. Kapitel. Beobachtungen an isolierten Zellen.

a) Arbeitsmethode.

Kohäsion ist nur dann wirksam, wenn eine Zelle mit Wasser gefüllt ist; beim Auftreten einer Gasblase hört die Kohäsionswirkung auf und die noch folgende Verkürzung ist rein hygroskopisch. Je größer die Gasblase, desto sicherer ist natürlich die Aufhebung der Kohäsion; bei ganz kleinen Gasblasen kann die Kohäsionswirkung des Wassers wegen der Meniskenwirkung erhalten bleiben. Diese ist (vgl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 1877, S. 370) bei einer kugelförmigen Luftblase von 1 mm Durchmesser gleich dem Druck einer Wassersäule von 30 mm, bei einem Durchmesser von 1 μ somit = ca. 3 Atm. Das sicherste Zeichen für die Aufhebung der Kohäsion ist das Zurückschnellen des Objekts in seine ursprüngliche Lage, das sog. „Zucken", welches beim Polypodiaceenannulus sehr auffällt. Freilich tritt dieses Zucken nicht immer ein. Wenn im folgenden von Gasblasen gesprochen wird, so haben diese stets eine solche Größe, daß die Kohäsionswirkung unterbrochen ist (vgl. S. 127).

Es handelt sich nun darum, eine Methode zu finden, welche einerseits möglichst genaue Messungen gestattet, anderseits die natürlichen Verhältnisse möglichst wenig verändert.

Im Interesse der ersten Forderung machte ich meine Versuche und Messungen an isolierten Zellen, die meist einzeln oder dann höchstens zu zwei miteinander verbunden waren. Im letzten Falle war das Präparat nur dann verwendbar, wenn die Grenzen der einzelnen Zellen an den Verbindungsstellen genau und sicher zu erkennen waren.

Die Verwendung von isolierten Zellen scheint mir unumgänglich, wenn man genaue Messungen während der Veränderung des Wassergehaltes ausführen will. Querschnitte durch Antheren sind zu diesem Zwecke auch dann ungeignet, wenn sie nur noch eine geringe Anzahl von Zellen enthalten. Es läßt sich an ihnen einmal nicht mit genügender Sicherheit feststellen, welche Zellen beim

Präparieren verletzt wurden und welche intakt geblieben sind, und doch ist eine gesonderte Behandlung beider zu erstreben. Anderseits treten in einem Zellverbande die Gasblasen nur in den seltensten Fällen in allen Zellen gleichzeitig auf, und es ist deshalb nicht möglich, die Leistung der Kohäsion und diejenige der Hygroskopizität einzeln festzustellen. Endlich müßte man an solchen Schnitten mehrere Messungen vornehmen in bezug auf die Dimensionen der einzelnen Zellen, sowie in bezug auf die Krümmung des Schnittes (Richtung, Sehnenlänge und Pfeilhöhe des betr. Bogens). Da nun das Auftreten der ersten Gasblase nur einen Augenblick dauert, worauf dann sofort bedeutende Dimensionsänderungen eintreten, so müßten alle genannten Messungen gleichzeitig gemacht werden. — Bei einzelnen Zellen fallen diese Schwierigkeiten weg, weil beim Auftreten der Gasblase nur eine einzige Messung, die der Zellbreite, vorzunehmen ist. Diese läßt sich mit großer Genauigkeit ausführen, da man vorher die Zelle in bezug auf die Mikrometerskala in jede gewünschte Lage bringen kann; man hat dann nur im Moment des Auftretens der Gasblase die Breite der Zelle abzulesen.

Die hauptsächlichste Fehlerquelle bildet hiebei das sehr häufige Ankleben der Zellen am Objektträger; ein Deckglas wurde, zur Vermeidung von Druck, nicht benutzt. Um das Ankleben zu verhindern, schob ich die Zellen vor jeder Messung und bei längerem Antrocknen auch mehrmals während desselben mit der Nadel auf dem Objektträger hin und her, indem ich die Zelle dabei im Mikroskop bei schwacher Vergrößerung nicht aus dem Gesichtsfelde verlor. Die Nadel mußte hiezu gut trocken sein, weil sonst die Zellen an ihr klebten und dann leicht verloren gingen.

Außer auf Zuverlässigkeit der Messungen richtete ich meine Aufmerksamkeit auch darauf, die natürlichen Verhältnisse möglichst wenig zu verändern. Ich verwandte nur Material, welches seit der Entnahme aus der Blüte trocken aufbewahrt worden war. Ich glaube zwar, daß diese Vorsicht nicht absolut notwendig ist; denn Colling (S. 55) und Schneider (1908, S. 32) haben festgestellt, daß in verdünntem Alkohol konserviertes Material bei ihren Versuchen sich nicht anders verhielt, als frisches oder trocken aufbewahrtes; ich kann dies nach Maßgabe von Kontrollversuchen mit einigen aus Alkoholmaterial isolierten Faserzellen von *Tulipa Gesneriana* auch für die hier besprochenen Versuche bestätigen.

Die trockenen Antheren ließ ich zunächst in Wasser auf ihre ursprüngliche Länge sich ausdehnen und fertigte dann zwischen Hollundermark dünne Querschnitte an. Aus diesen isolierte ich, nachdem ich sie in Wasser auf den Objektträger gelegt hatte, unter dem Präparier-Mikroskop (Zeiß, Binocolares-Mikroskop, Vergr. 35) Zellen mit der Nadel. Die zu isolierende Zelle suchte ich dabei nach Möglichkeit zu schonen, um intakte Zellen isoliert zu erhalten.

Mit einiger Übung gelang es mir, eine Anzahl von Zellen so zu isolieren, daß bei ihnen auch bei ziemlich starker Vergrößerung (Zeiß, Obj. D, Oc. 3, Vergr. 320) und bei mehrmaligem Umdrehen mit der Nadel eine Verletzung nicht zu bemerken war. Außer

solchen Zellen gelangte auch eine große Anzahl verletzter Zellen und Zellreste zur Untersuchung.

Hiebei kamen die Zellen nur mit Wasser in Berührung. Um sie auszutrocknen, saugte ich aus ihrer Umgebung mit Filtrierpapier alles Wasser ab, so daß die Zellen nur noch in einem kleinen Wassertröpfchen sich befanden. Das Austrocknen bis zum Auftreten der ersten Gasblase trat dann in Zimmertemperatur ziemlich rasch (in 1—2 Minuten) ein; nachher beschleunigte ich den Vorgang durch gelindes Erwärmen über einer kleinen Flamme.

b) Literatur über Versuche mit isolierten Faserzellen.

Zuerst sind solche Versuche erwähnt von Steinbrinck (1889, S. 101f); er bespricht sie unter dem Titel: „Entscheidende Beobachtungen an isolierten Faserzellen." Die Zellen hatte er „durch gelinde Mazeration mit Salpetersäure oder mit dieser Säure und Kaliumchlorat" isoliert. Er fand bei isolierten Faserzellen von *Crocus,* daß die Zellen erst am Schlusse der Kontraktion Luft aufwiesen. Bei Zellen von *Tulipa* war, wenn das Ankleben an der Unterlage vermieden wurde, „das Eintreten der Kontraktion und der charakteristischen Deformation vor dem Erscheinen der Blasensäume mit Sicherheit oft zu konstatieren". Auf diese Versuche bezieht sich Steinbrinck 1899 wiederholt (S. 169 und S. 104). Auch Schwendener hat einige „auf mechanischem Wege oder durch Mazeration" isolierte Faserzellen untersucht, jedoch nicht zu dem hier in Frage kommenden Zwecke, sondern zu Beobachtungen betr. Faltenbildung.

Isolierte Faserzellen untersuchte ferner Schneider (1908, S. 31ff); er erhielt sie „nicht durch Mazeration, sondern durch Zerreißen und Zerteilen der Schnitte mit Nadeln". Sein Ergebnis, das er im Gegensatz zu Steinbrinck durch genaue Zahlenangaben stützt, ist dem von Steinbrinck direkt entgegengesetzt; er fand die Kohäsionsverkürzung im Vergleich zur hygroskopischen sehr klein. Hierbei macht er die zur Beurteilung der mit isolierten Faserzellen ermittelten Resultate sehr wichtige Bemerkung: „Da eine isolierte Zelle vom Widerstand der Epidermis und seitlicher Zellen befreit ist, so ist ihre (Kohäsions-) Kontraktion verhältnismäßig bedeutender als bei Zellen im Gewebeverband" (S. 36). „Die Wirkungen der Kohäsionskontraktion sind demgemäß in der Klappe infolge der Widerstände und der daraus sich ergebenden Zersplitterung der Kräfte nirgends groß und die schwachen Kontraktionen können sich nur in seltenen Fällen summieren" (S. 35). Die an isolierten Faserzellen festgestellten Kohäsionsverkürzungen sind maximale Werte, von denen nur ein Bruchteil als Ursache des natürlichen Öffnungsvorgangs in Betracht kommt.

Hannig hat auf Versuche mit isolierten Zellen verzichtet, und zwar aus folgenden Gründen (S. 206f): „Man kann sich schwer vorstellen, wie auf mechanischem Wege die Faserzellen so isoliert werden könnten, daß Deformationen ausgeschlossen wären. Noch weniger läßt sich das annehmen bei dem Mazerationsverfahren,

bei dem die Zellmembranen mehr oder weniger aufquellen und dadurch in ihrer Gestalt verändert werden."

Daß mazeriertes Material keine zuverlässigen Resultate liefert, hat Ursprung (1903, S. 657) an *Equisetum*-Sporangien nachgewiesen. Die Verdickungen, die vorher schwache Holzreaktion zeigten, reagierten nachher auf Cellulose. Von physikalischen Veränderungen war auffallend, daß eine trockene, mazerierte Faserzelle im Gegensatz zu den nicht mazerierten bei Wasserzusatz sich nicht mehr ausdehnte. „Die beim hygroskopischen Mechanismus des Schließens wirksamen Membranteile hatten somit durch das Mazerieren ihre Funktionsfähigkeit eingebüßt."

Dagegen dürften die Zellen, die nach der unter a) angegebenen Methode isoliert wurden, weder physikalisch noch chemisch verändert worden sein. Chemische Veränderungen sind ausgeschlossen, weil die Zellen nur mit Wasser in Berührung kamen, und da sie unter Wasser isoliert wurden, in dem sie jeweilen frei herumschwammen, konnten sich die durch den Druck der Nadel beim Isolieren entstandenen Deformationen immer wieder ausgleichen.

c) Eigene Versuche und Messungen.

Da die hier in Frage kommenden Versuche Steinbrinck's und Schneider's entgegengesetzte Resultate geliefert haben, hielt ich es in Rücksicht auf die grundlegende Bedeutung einer quantitativen Behandlung der Frage für notwendig, an einer großen Anzahl von Faserzellen methodisch Messungen vorzunehmen unter Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln zur Vermeidung der mir bekannten Fehlerquellen. Subjektive Beobachtungsfehler sollten durch die große Zahl der Versuche, sowie dadurch ausgeglichen werden, daß ich jede Messung zweimal vornahm.

Wenn es mir gelungen war, eine Zelle zu isolieren, untersuchte ich zunächst unter Umdrehen mit der Nadel, ob an ihr eine Verletzung zu bemerken sei und zeichnete sie dann mit dem Prisma. Darauf maß ich Breite und Höhe der Zelle und zwar jedesmal den größten Durchmesser unter genauem Einstellen des optischen Systems auf die Zellränder.

Zur Ermittelung der Größe der Kohäsionsverkürzung suchte ich bei unverletzten Zellen die Breite im Augenblick der ersten Blasenbildung zu messen. Es gelang mir dies nicht immer mit genügender Sicherheit, weil manchmal die Gasblase unerwartet auftrat. Nach vollendetem Austrocknen maß ich die Dimensionen der Zelle wieder. Hierauf gab ich Wasser zu und nahm alle Messungen ein zweitesmal vor. Die Differenz zwischen beiden Messungen betrug, wenn eine solche überhaupt vorhanden war, einen halben, nur selten einen ganzen Mikrometerteilstrich.

Beim Auftreten der Gasblasen beobachtete ich in Übereinstimmung mit Schneider (1908, S. 32) in vielen Fällen ein deutliches Zucken der Zellen. Es bestand in einem Zurückgehen auf die ursprüngliche Dimension, worauf dann sofort eine energische hygroskopische Kontraktion einsetzte. In andern Fällen konnte

ich ein Zucken nicht konstatieren, wohl wegen der Geringfügigkeit der vorhergegangenen Kontraktion (kaum ein Teilstrich). Dieses Zucken beweist, daß die Kohäsion in jenem Momente sicher aufgehoben wurde. Immer erfüllte die erste Gasblase sofort das ganze Lumen, so daß die Aufhebung der Kohäsion auch in jenen Fällen unzweifelhaft feststeht, wo ein Zucken nicht eintrat.

Die Zellen zeigten in bezug auf die Schnelligkeit, mit der sie Wasser verloren bezw. aufnahmen, weitgehende Unterschiede;

Tabelle 1.

Lilium candidum. Unverletzte Zellen.

No.	Breite			Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %
1.	16	11	31,25	28	28	0,00
2.	20	15	25,00	20	19	5,00
3.	6	4	33,33	20	20	0.00
4.	20	10	50,00	21	20	4.76
5.	7	4	42,85	24	24	0.00
6.	8	4	50.00	23	22	4.33
7.	$21^{1}/_{2}$	16	25.57	23	$21^{1}/_{2}$	6.53
8.	15	9	40.00	21	20	4.76
9.	15	12	20.00	27	26	3.70
10.	14	$10^{1}/_{2}$	25.00	27	26	3.70
11.	$9^{1}/_{2}$	6	36.83	25	24	4,00
12.	5	3	40.00	19	18	5.24
13.	10	6	40.00	26	25	3.85
14.	19	$13^{1}/_{2}$	28,95	23	22	4.35
15.	21	15	28.57	22	21	4.54
16.	15	10	33.33	21	20	4.76
17.	12	9	25.00	22	21	4.54
18.	14	10	28.53	21	20	4.76
19.	$12^{1}/_{2}$	9	28,00	21	20	4.76
20.	14	$10^{1}/_{4}$	26.78	21	20	4.76
21.	$12^{1}/_{2}$	10	20,00	21	20	4.76
22.	19	$14^{1}/_{2}$	25,26	20	19	5,00
23.	14	8	42,85	25	$23^{3}/_{4}$	5.00
24.	17	13	35,29	17	$16^{1}/_{2}$	2.94
25.	19	13	31,58	21	20	4.76
		Mittelwert:	32,56		Mittelw.:	4,03

Tabelle 2.

Lilium candidum. Verletzte Zellen.

No.	Breite			Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %
1.	8	6	25.00	20	20	0.00
2.	7	4	42.85	24	24	0.00
3.	25	$18^{1}/_{2}$	26.00	20	20	0.00
4.	16	$8^{1}/_{2}$	46.87	22	21	4.54
5.R	8	$5^{1}/_{2}$	31.25	23	22	4.35
6.R	7	$5^{3}/_{4}$	17.86	13	13	0.00
7.	15	10	33.33	26	26	0.00
8.	$13^{1}/_{2}$	10	25.92	25	25	0.00
9.	10	$7^{1}/_{2}$	25.00	25	24	4.00
10.	5	3	40.00	19	18	5.24
11.	12	8	33.33	23	22	4.35
12.R	9	$6^{1}/_{4}$	30.56	23	22	4.35
13.	11	5	54.54	23	22	4.35
14.	20	15	25.00	21	20	4.76
15.	$10^{1}/_{2}$	$6^{1}/_{2}$	47.62	19	18	5.26
16.R	10	6	40.00	21	20	4,76
17.	12	$6^{1}/_{2}$	45.38	20	19	5.00
18.	10	$5^{1}/_{2}$	45.00	22	$21^{1}/_{2}$	2.36
19.	14	$10^{1}/_{4}$	26.78	22	$21^{1}/_{2}$	2,36
20.R	11	8	27.28	17	16	5,87
21.	12	9	25.00	17	16	5.87
22.	$16^{1}/_{2}$	$10^{1}/_{4}$	31.82	16	15	6.25
23.	$15^{1}/_{2}$	8	48.39	22	22	0.00
		Mittelwert:	34.56		Mittelw.:	3.20

manche Zellen, so von *Lilium* oder *Tulipa*, waren weniger, andere, wie z. B. die zarteren Zellen von *Passiflora*, dagegen sehr empfindlich. So schlugen einige Zellen von *Passiflora*, welche über einer kleinen Flamme stark ausgetrocknet waren, in weniger als einer Minute Wasser in flüssiger Form aus der Laboratoriumsluft in sich nieder (meine Atemluft hielt ich durch Vorhalten von Papier vom Präparate ab).

Durch diese Messungen suchte ich folgende Punkte festzustellen:

1. Leistungsfähigkeit von Kohäsion und Hygroskopizität zusammen; sie ist gegeben in der Totalverkürzung unverletzter Zellen;

2. Leistungsfähigkeit der Kohäsion allein; sie ist gleich der Kontraktion unverletzter Zellen vor dem Auftreten der ersten Gasblase;

3. Leistungsfähigkeit der Hygroskopizität allein; auf ihr beruht die Verkürzung von verletzten Zellen und Zellresten.

Zur Untersuchung wählte ich aus dem mir zur Verfügung stehenden Material solche Antheren, welche große und nicht allzu zarte Faserzellen besitzen; ich untersuchte der Reihe nach: *Lilium candidum*, *Lilium Martagon*, *Tulipa Gesneriana*, *Passiflora coerulea* und *Hemerocallis flava*, je 50 Zellen. Die aus diesen Messungen erhaltenen Werte habe ich in den Tabellen 1—10 zusammengestellt, und zwar bei jedem Objekt für verletzte und unverletzte Zellen gesondert. In der ersten Kolonne sind die Zellen fortlaufend nummeriert; ein R neben der Zahl bedeutet, daß es sich um einen Zellrest handelt. In den übrigen Kolonnen sind Breite und Höhe der Zellen in Mikrometerteilstrichen angegeben, und zwar jedesmal die Mittelwerte aus den zwei vorgenommenen

Tabelle 3.

Lilium Martagon. Unverletzte Zellen.

No.	Breite					Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %	Kohäsionsverkürzg.	Idem in %	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %
1.	14	9	35.71			20	19	5,00
2.	21	13 1/4	34,52			23	21	8,69
3.	8 3/4	5 3/4	34.28			18	17	5,87
4.	19	14	26.32			24	23	4,17
5.	10	6	40.00			20	19	5.00
6.	14 1/2	9	37.86			19	17	10,52
7.	8 1/4	5	39,42			22	19	13,63
8.	13 1/2	8	40.72			22	19	13,63
9.	15 1/2	10	35.49			20	18 1/2	7,50
10.	8	5	37.50			19 3/4	18	8.87
11.	15	10	33.33			27	24 1/4	13,88
12.	15	10 1/4	31.67			20	18 1/4	8,75
13.	15	9	40.00			19 3/4	18 3/4	5,06
14.	12 1/2	8	36.00			20 1/2	18 3/4	8.53
15.	16	10 1/4	35.94			19	17 3/4	6.47
16.	14	10	28.57	12 1/2	10,71	18 1/2	17 1/2	5.42
17.	17 1/2	13	25.60	16	8.35	29	27 1/2	5,17
18.	10	6 3/4	32,50	9	10,00	19	18	5.26
19.	10	7	30.00	9	10,00	27	25 1/4	6,48
20.	14	10	28.57	12 1/2	10,71	27	25 1/4	6,48
21.	20	13 1/4	33,75	18 3/4	8.75	19	18	5.26
22.	18 1/2	15	18.70	17 1/2	5,40	24	22 1/4	7.29
23.	14	9 1/4	33.93	13	7,14	22 1/2	21	6.67
24.	12	8	33,33	11	8,33	17	16	5,87
Mittelwerte:			33,40		8,84	Mittelw.:		7,48

Tabelle 4.

Lilium Martagon. Verletzte Zellen.

No.	Breite			Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %
1.	12	8	33,33	20	20	0,00
2.	20	15 1/2	22,50	21	19	9,53
3. R.	9	5 1/2	38,89	21	19	9,53
4.	7	4	42,86	20	19	5,00
5.	27	14 1/2	46,29	29	29	0,00
6.	7	4	42,86	22	21	4,54
7.	14 1/4	8 3/4	38,59	24	22	8,33
8. R.	10	7	30,00	27	24 1/4	13,88
9. R.	5	3	40,00	20	18 1/4	8,75
10.	14	10	28,57	18	17 1/4	4,16
11.	13	9	30,77	18	17 1/4	4,16
12.	12	7	41,75	19	18 1/4	3,95
13.	14	8	42,85	16	14 1/2	9,25
14.	16	10	37,50	23 1/2	22	8,51
15. R.	4	2 1/4	43,75	19 1/2	19	2,56
16.	19	12 1/2	34,21	21	19 1/2	7,14
17.	14 1/2	8 1/2	44,81	21	20	4,76
18.	15 1/2	9	41,93	20 3/4	19 3/4	4,82
19.	18 1/2	13 3/4	25,67	21 1/4	19 3/4	7,08
20.	18	11 1/2	36,11	21	19	9,53
21.	14 1/4	9	35,86	17	16 1/4	3,82
22.	9 1/2	5	47,37	23	21 1/4	7,65
23.	11	6 1/4	43,17	20	18 3/4	8,75
24.	10 1/2	5 1/2	47,62	22 3/4	20 1/4	6,59
25.	14	9 1/4	33,93	21 1/2	20	6,97
26.	14	9 1/2	32,14	21	20	4,76
Mittelwert:			38,61	Mittelw.:		6,31

Messungen. Wo diese um einen halben Teilstrich differierten, ergaben sich im Mittelwerte Viertel von Teilstrichen, die an sich nicht mit Sicherheit zu bestimmen wären. Für alle Zeichnungen und Messungen verwandte ich: Zeiß, Obj. D, Oc. 3, Vergr. 320, Mikrometerwert 3,7 μ. — Die Verkürzung ist jeweilen in Prozente umgerechnet und der entsprechende Mittelwert beigefügt.

Tabelle 5.

Tulipa Gesneriana. Unverletzte Zellen.

No.	Höhe					Breite		
	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %	Kohäsionsverkürzg.	Idem in %	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %
1.	12	6	50,00			10	9	10,00
2.	26	17	34,62			15	13	13,33
3.	9	$6^1/_2$	27,78			9	8	11,11
4.	13	9	30,77			13	12	7,69
5.	22	17	22,73			11	9	18,18
6.	9	6	33,33			12	11	8,33
7.	11	8	27,27			12	$10^1/_2$	12,50
8.	$9^3/_4$	$6^3/_4$	30,77			13	$12^1/_2$	3,85
9.	21	13	38,99			14	$13^1/_4$	5,36
10.	14	11	21,43			11	10	9,09
11.	9	7	22,22			8	$7^1/_2$	6,25
12.	21	16	23,81			$13^1/_2$	13	3,70
13.	14	$11^3/_4$	19,64			12	$11^1/_2$	4,17
14.	$14^1/_2$	11	24,14	$13^1/_2$	6,89	18	$17^1/_2$	2,82
15.	10	$7^1/_4$	27,50	9	10,00	17	$16^1/_2$	2,94
16.	9	$6^3/_4$	25,00	$8^1/_2$	5,56	12	$11^1/_2$	4,17
17.	15	12	20,00	$13^3/_4$	8,33	$17^1/_2$	17	2,86
18.	13	10	23,08	$11^1/_2$	11,54	11	$10^1/_4$	6,73
19.	13	10	23,08	$11^1/_2$	11,54	8	$7^3/_4$	3,13
20.	13	$9^1/_2$	26,92	$11^1/_2$	11,54	$10^1/_2$	10	4,76
21.	$11^1/_4$	8	28,89	$10^1/_2$	6,67	$10^1/_2$	10	4,76
22.	$13^3/_4$	$9^1/_2$	30,91	12	12,72	10	$9^1/_2$	5,00
23.	$12^3/_4$	$8^1/_4$	32,55	$11^1/_2$	9,80	10	$9^1/_2$	5,00
24.	14	9	35,72	$12^1/_2$	10,72	19	18	5,26
25.	$12^3/_4$	$8^3/_4$	31,92			16	$15^1/_2$	3,13
26.	19	$13^1/_2$	28,95	$17^1/_2$	7,89	$11^1/_2$	10	13,04
Mittelwerte:			28,08		9,43	Mittelw.:		6,81

Tabelle 6.

Tulipa Gesneriana. Verletzte Zellen.

No.	Breite			Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %
1.	10	8	20,00	10	9	10,00
2.	15	8	46,67	15	14	6,67
3.	17	13	23,53	7	$6^1/_2$	7,14
4.	14	10	28,57	17	15	11,76
5.	9	$6^1/_2$	27,79	9	8	11,11
6.	21	13	38,09	15	14	6,67
7.	20	12	40,00	12	$11^1/_2$	4,17
8.	15	$10^1/_4$	31,67	17	16	5,88
9.	19	$14^1/_2$	28,95	16	$15^1/_4$	3,95
10. R.	8	$5^1/_4$	34,38	17	16	5,88
11. R.	$15^1/_2$	$9^1/_2$	38,71	$14^1/_2$	14	3,45
12. R.	5	$3^1/_4$	35,00	$14^1/_2$	14	3,45
13.	18	14	22,22	17	$16^1/_4$	4,41
14.	21	15	28,55	11	10	9,09
15.	$8^3/_4$	$5^1/_4$	40,00	14	13	7,14
16. R.	8	$5^1/_4$	35,63	21	20	4,76
17.	$14^1/_2$	10	31,03	$13^1/_2$	13	3,71
18.	$14^1/_2$	9	37,93	$15^1/_2$	$14^1/_2$	6,45
19.	$16^1/_2$	$10^1/_4$	37,88	24	$23^1/_4$	3,12
20.	$11^1/_2$	$7^1/_2$	34,78	23	23	0,00
21.	$13^1/_2$	$8^1/_2$	37,04	23	23	0,00
22.	$20^3/_4$	14	32,53	19	$17^1/_2$	7,89
23.	$12^1/_2$	7	44,00	14	14	0,00
24.	14	$7^1/_2$	46,46	14	14	0,00
25.	18	13	27,22	20	19	5,00
Mittelwert:			33,94	Mittelw.:		5,23

Von den sehr zarten Zellen von *Passiflora* konnte ich nur eine kleine Anzahl unverletzt isolieren; bei den andern ist die Zahl der verletzten und unverletzten Zellen ungefähr gleich.

Die Mittelwerte aus diesen 10 Tabellen sind zum Zwecke der Übersicht in der Tabelle 11 zusammengestellt. Für jedes Objekt sind 3 Mittelwerte angegeben, und zwar die Mittelwerte

a. der unverletzten Zellen,
b. der verletzten Zellen und Zellreste,
c. aller untersuchten Zellen.

Tabelle 7. *Passiflora coerulea.* Unverletzte Zellen.

No.	Breite					Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %	Kohäsionsverkürzung	Idem in %	In Wasser	Trocken	Verkürzung in %
1.	$14^1/_2$	$10^1/_2$	27,58			18	17	5,56
3.	$12^1/_2$	$9^1/_4$	26,00			22	21	4,54
3.	$13^3/_4$	$10^1/_2$	23,42	13	5,46	10	$9^1/_2$	5,00
4.	$13^1/_2$	9	33,33	13	3,70	16	15	6,25
5.	6	4	33,33			$19^1/_2$	19	2,56
6.	12	$7^3/_4$	35,42	$10^1/_2$	12,50	14	$13^1/_4$	5,36
7.	15	9	40,00			$19^1/_2$	19	2,56
8.	5	$3^1/_4$	35,00			$16^1/_2$	16	3,03
		Mittelwerte:	31,76		7,22		Mittelwert:	4,36

Tabelle 8. *Passiflora coerulea.* Verletzte Zellen.

No.	Breite			Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %
1. R.	5	$3^1/_4$	35,00	14	$13^1/_2$	3,79
2. R.	5	$3^3/_4$	25,00	14	$13^1/_2$	3,79
3.	7	$4^1/_4$	39,29	10	$9^1/_2$	5,00
4.	14	10	28,57	14	$13^1/_2$	3,79
5.	$11^1/_2$	$7^1/_2$	34,78	14	$13^1/_2$	3,79
6.	$15^1/_2$	9	40,98	14	$13^1/_2$	3,79
7.	$17^1/_4$	$13^1/_2$	22.86	$15^1/_2$	15	3,22
8.	15	11	26.67	16	$15^1/_4$	4,69
9.	14	9	35,71	16	$15^1/_2$	3,13
10.	$9^1/_2$	6	36,84	9	9	0,00
11.	$15^1/_4$	$10^1/_4$	32,78	21	20	4,76
12.	9	5	44,44	$15^1/_2$	$14^3/_4$	4,84
13. R.	$13^1/_2$	9	33,33	17	16	5,88
14. R.	15	9	40,00	14	$13^1/_2$	3,57
15.	$12^1/_2$	$9^1/_2$	24,00	12	$11^1/_2$	4,17
16. R.	14	8	42,86	$11^3/_4$	$11^1/_2$	2,13
17.	13	8	38,46	17	$16^1/_4$	4,41
18. R.	7	$4^1/_2$	35,71	17	$16^1/_4$	4,41
19.	$8^1/_2$	5	41,18	19	$18^1/_2$	2,63
20.	14	9	35,71	$11^1/_2$	11	4,35
21.	16	9	43,75	$18^1/_2$	18	2,70
22.	9	5	44,44	16	$15^1/_4$	4,75
23.	$9^1/_2$	$5^3/_4$	39,47	16	$15^1/_4$	4,75
24.	7	$4^1/_2$	35,71	$13^3/_4$	13	5,46
25. R.	15	8	46,67	13	$12^1/_2$	3,84
26.	13	7	46,15	8	$7^1/_2$	6,25
27.	10	$5^3/_4$	47,50	$10^1/_2$	10	4,76
28.	$10^1/_4$	6	41,46	15	$14^1/_4$	5,00
29.	$12^1/_2$	$8^1/_2$	32,61	15	$14^1/_4$	5,00
30.	$9^3/_4$	6	38,49	10	$9^1/_4$	7,50
31.	7	$5^1/_4$	26,43	$8^1/_2$	8	5,29
32.	13	$7^3/_4$	40,38	$8^1/_2$	8	5,29
33	7	$4^1/_2$	35,71	$14^3/_4$	$14^1/_4$	3,39
34.	$12^1/_2$	7	44,00	$12^3/_4$	$12^1/_4$	3,92
35.	15	9	40,00	$11^1/_4$	$10^3/_4$	4,44
36.	$18^1/_2$	$12^1/_2$	32,43	14	$13^1/_4$	5,28
37.	8	5	37,50	$20^1/_2$	20	2,39
38.	11	7	36,36	$9^1/_2$	9	5,26
39.	$11^1/_2$	8	30,47	20	$19^1/_4$	3,75
40.	7	$4^1/_2$	35,71	20	$19^1/_4$	3,75
41.	$8^1/_2$	6	29,41	10	$9^3/_4$	2,50
42.	$7^1/_2$	5	33,33	15	$14^1/_2$	3,33
		Mittelwert:	36,46		Mittelwert:	4,14

Hierbei muß zunächst auffallen, daß die Werte der Breitekontraktion unter b. nicht nur nicht kleiner sind, wie dies nach der Kohäsionstheorie der Fall sein müßte, sondern ausnahmslos sogar größer; die Höhekontraktion ist dagegen mit der einzigen Ausnahme von *Hemerocallis* unter a. größer als unter b. Diese stärkere Breitekontraktion verletzter Zellen hängt mit dem Vorkommen von Rissen parallel der Faserrichtung zusammen; auch Zellen, die nicht mehr ihre vollständige Breite besaßen, zeigten stärkere prozentuale Verkürzung als andere. Zuerst glaubte ich, eine Erklärung darin zu finden, daß sich die Membranen beim Austrocknen an den Rißstellen vielleicht übereinander legten; doch zeigten mir einige Beobachtungen deutlich die Unhaltbarkeit dieser Annahme. Es klafften nämlich die Risse, die sich mir im Mikroskop von der Fläche

Tabelle 9.

Hemerocallis flava. Unverletzte Zellen.

Breite					Höhe		
In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %	Kohäsions-verkürzg.	Idem in %	In Wasser	Trocken	Verkürzgt in %
14	8½	39,29	12½	10,71	13	12	7,69
9¾	6	38,46	9	7,69	11	10¼	6,64
15	11½	23,33	13½	10,00	8	7½	6,25
15½	12	22,58	14	9,74	8	7½	6,25
7¼	4¾	34,48	6½	10,34	13	12	7,69
7¼	5	30,34	6½	10,34	11	10	9,09
11¾	8	31,91	10	14,89	12	11½	4,17
4¾	3¼	31,56	4¼	10,52	16	15	6,25
9¾	7	28,20	9	7,69	16	15	6,25
14¼	11	22,81	13	8,78	10½	9½	9,25
5	3½	30,00	4½	10,00	11	10¼	6,82
6¾	4¾	29,72	6	11,14	13¼	12½	5,69
6	4	33,33	5½	8,33	17	16	5,88
9	5½	38,89	8½	5,56	14¾	14	5,08
6	4	33,33	5½	8,33	15	14½	3,33
7	4½	35,71	6½	7,14	16	15½	2,50
5	3½	30,00	4½	10,00	15½	15	3,23
6	4¼	29,17	5½	8,33	15½	15	3,23
5½	4	27,27	4¾	13,64	11	10½	4,54
5¾	4¼	26,08	5¼	8,69	11	10½	4,54
9¼	6¾	27,03	9	2,70	14¾	14¼	3,46
ittelwerte:		30,69		8,89	Mittelwert:		5,61

Tabelle 10.

Hemerocallis flava. Verletzte Zellen.

No.	Breite			Höhe		
	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %	In Wasser	Trocken	Verkürzg. in %
1.	12	8½	27,50	10¾	10	6,89
2.R.	8½	6¼	28,82	15	14	6,67
3.	10	7	30,00	14	13½	3,53
4.	14	9¼	33,93	17	16	5,88
5.	10	6½	35,00	15	14½	3,33
6.	10	6½	35,00	15	14½	3,33
7.R.	5¼	3½	33.33	10	9	10,00
8.R.	4½	3	33.33	9¾	9	7,68
9.R.	9½	6	36,84	14¼	13½	5,16
10.	8	5¾	28,13	13	12½	3,85
11.R.	5	3½	30,00	13	12¼	5,76
12.	7¾	5¼	32.26	11	10	9,09
13.	10	6¾	32,50	15	14	6,67
14.	14½	10	31,03	11	10	9.09
15.R.	12½	9	28.00	18	16½	8,35
16.	10	6	40.00	16	15	6,25
17.R.	6	3¾	37,50	14	13	7,14
18.R.	4	2½	37,50	17¼	16½	4,35
19.R.	6½	4	38,46	17¼	16½	4,35
20.R.	5½	3½	36,36	17	16½	2,94
21.R.	10½	7	33.33	16¼	15¼	6,15
22.	11¾	7¾	34,04	8½	8¼	3,12
23.	8½	6	29,41	10¾	10	6,97
24.	10	7	30,00	12½	12	4,00
25.	6½	4	38.46	8½	8	5,88
26.	8½	5	41,17	13	12½	3,85
27.	12	8	33,33	14	13	7,14
28.R.	6½	4	38,46	14	13	7,14
29.	11½	8	30,43	8½	8	5,88
	Mittelwert:		33,59	Mittelwert:		5,81

zeigten, nach dem Austrocknen bedeutend stärker als vorher. (Um die Breitekontraktion dieser Zellen zu erhalten, habe ich von der Gesamtbreite die Breite des Risses jeweilen abgezogen.) Die Erklärung dieses merkwürdigen Verhaltens verletzter Zellen muß also anderswo liegen und kann hier nicht gegeben werden; im 2. Teile der vorliegenden Arbeit werde ich darauf zurückkommen. Ich gebe hier nur noch an, bei welchen verletzten Zellen, die sich stark kontrahierten, Längsrisse vorkamen; es sind dies bei

Lilium candidum (Tab. 2) die Zellen 10, 13, 15, 16, 18, 23;
Lilium Martagon (Tab. 4) die Zellen 5, 6, 15, 17, 18, 21, 24;
Tulipa Gesneriana (Tab. 6) die Zellen 11, 15, 18;
Passiflora coerulea (Tab. 8) die Zellen 6, 14, 19, 34, 38;
Hemerocallis flava (Tab. 10) die Zellen 16, 17, 25, 26.

Tabelle 11. Mittelwerte aus den Tabellen 1—10.

		Zahl der untersuchten Zellen	Mittlere Verkürzungen in %	
			Breite	Höhe
Lilium candidum	a.	25	32,56	4,03
	b.	23	34,56	3,20
	c.	48	33,10	3,63
Lilium Martagon	a.	24	33,40	7,48
	b.	26	38,61	6,31
	c.	50	36,06	6,87
Tulipa Gesneriana	a.	26	28,08	6,81
	b.	25	33,94	5,23
	c.	51	31,16	6,03
Passiflora coerulea	a.	8	31,76	4,36
	b.	42	36,46	4,14
	c.	50	35,69	4,25
Hemerocallis flava	a.	21	30,69	5,61
	b.	29	33,59	5,81
	c.	50	32,37	5,73

Aus Tabelle 11 geht mit Sicherheit hervor, daß sich verletzte Zellen nicht weniger verkürzen als unverletzte. Es ist demnach die rein hygroskopische Kontraktion nicht geringer als jene, welche durch Kohäsion und Hygroskopizität veranlaßt wird. Die Kohäsion hat also selbst bei isolierten Zellen, wo die im Zellverband vorhandenen Widerstände wegfallen, auf die Größe der Gesamtverkürzung keinen Einfluß.

Die Höhekontraktion ist im Vergleich zu der der Breite unbedeutend; sie ist umso kleiner, je größer diese ist und beträgt im allgemeinen etwa 5 %.

Um die Leistungsfähigkeit der Kohäsion allein zu ermitteln, habe ich nach der S. 126 angegebenen Methode eine Anzahl Messungen gemacht und ihre Ergebnisse in die Tabellen 3, 5, 7 und 9 ein-

getragen. Beim ersten behandelten Objekt, *Lil. candidum,* war ich durch die anfänglichen Schwierigkeiten so sehr in Anspruch genommen, daß es mir nicht gelang, eine größere Anzahl Kohäsionsverkürzungen genau zu messen; aus meinen bezüglichen Beobachtungen will ich deshalb nur anführen, daß sich *Lil. candidum* prinzipiell nicht anders verhält, als die übrigen untersuchten Objekte.

In Tabelle 12 ist jeweilen die mittlere Kohäsionsverkürzung zusammengestellt mit der totalen mittleren Verkürzung der nämlichen Zellen.

Tabelle 12. Mittlere Kohäsionsverkürzung.

	Zahl der untersuchten Zellen	Mittlere Kohäsionsverkürzung	Mittlere totale Verkürzung derselben Zellen
Lil. Martagon	9	8,84 %	29,33 %
Tulipa Gesneriana	12	9,43	27,23
Passiflora coerula	3	7,22	30,22
Hemerocallis flava	21	8,89	30,69

Die Kohäsionsverkürzung beträgt demnach bei isolierten Zellen, also im günstigsten Falle, $^1/_4$ *(Passiflora)* bis etwas mehr als $^1/_3$

Tabelle 13. *Lilium candidum.*

Breiteverkürzung bis 30 %		Breiteverkürzung 30—40 %		Breiteverkürzung über 40 %	
No., =Tab. 1 u. 2.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.	No., =Tab. 1 u. 2.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite.	No., =Tab. 1 u. 2.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.
Tab. 1.					
2.	20 : 20 = 1,00	1.	16 : 28 = 0,57	4.	20 : 21 = 0,95
7.	21½ : 23 = 0,94	3.	6 : 20 = 0,30	5.	7 : 24 = 0,29
9.	15 : 27 = 0,56	11.	9½ : 25 = 0,38	6.	8 : 23 = 0,35
10.	14 : 27 = 0,52	16.	15 : 21 = 0,43	8.	15 : 21 = 0,43
14.	19 : 23 = 0,83	24.	17 : 17 = 1,00	12.	5 : 19 = 0,26
15.	21 : 22 = 0,96	25.	19 : 21 = 0,90	13.	10 : 26 = 0,38
17.	12 : 22 = 0,55	7.	15 : 26 = 0,58	23.	14 : 25 = 0,56
18.	14 : 21 = 0,67	11.	12 : 23 = 0,52	2.	7 : 24 = 0,29
19.	12½ : 21 = 0,59	22.	16½ : 16 = 1,03	4.	16 : 22 = 0,73
20.	14 : 21 = 0,67		Mittel: 0,63	10.	5 : 19 = 0,26
21.	12½ : 21 = 0,59			13.	11 : 23 = 0,48
22.	19 : 20 = 0,95			15.	10½ : 19 = 0,55
Tab. 2.				17.	12 : 20 = 0,60
				18.	10 : 22 = 0,45
3.	25 : 20 = 1,25			23.	15½ : 22 = 0,70
8.	13½ : 25 = 0,54				Mittel: 0,49
9.	10 : 25 = 0,40				
14.	20 : 21 = 0,95				
19.	14 : 22 = 0,64				
21.	12 : 17 = 0,71				
	Mittel: 0.73				

(Tulipa) der Gesamtverkürzung; sie ist somit verhältnismäßig schwach und reicht sicher nicht aus zur Hervorbringung der großen Verkürzungen (30—50 %), die bei der Öffnung der Antheren stattfinden. Auch als notwendiges Hilfsmittel kommt sie nicht in Betracht, da sich die Kontraktion isolierter Zellen bei Ausschluß der Kohäsion als nicht geringer erweist. Damit ist freilich eine tatsächliche Beteiligung der Kohäsion am natürlichen Öffnungsvorgang nicht ausgeschlossen, und es muß im folgenden die Frage in Berück-

Tabelle 14. *Lilium Martagon.*

Breiteverkürzung bis 30 %		Breiteverkürzung 30—40 %		Breiteverkürzung über 40 %	
No., =Tab. 3 u. 4.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.	No., =Tab. 3 u. 4.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite.	No., =Tab. 3 u. 4.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.
4.	19 : 24 = 0,79	1.	14 : 20 = 0,70	5.	10 : 20 = 0,50
16.	14 : $18^1/_2$ = 0.76	2.	21 : 23 = 0,91	8.	$13^1/_2$: 22 = 0,62
17.	$17^1/_2$: 29 = 0.60	3.	$8^3/_4$: 18 = 0,48	13.	15 : $19^3/_4$ = 0,76
20.	14 : 27 = 0,52	6.	$14^1/_2$: 19 = 0,71	4.	7 : 20 = 0,35
22.	$28^1/_2$: 24 = 0,77	7.	$8^1/_4$: 22 = 0,38	5.	27 : 29 = 0,93
5.	20 : 20 = 1.00	9.	$15^1/_2$: 20 = 0,77	6.	7 : 22 = 0,32
10.	14 : 18 = 0.78	10.	8 : $19^3/_4$ = 0,41	12.	12 : 19 = 0,63
19.	$18^1/_2$: $21^1/_4$ = 0.86	11.	15 : 27 = 0,56	13.	14 : 16 = 0,87
	Mittel: 0,75	12.	15 : 20 = 0,75	17.	$14^1/_2$: 21 = 0,69
		14.	$12^1/_2$: $20^1/_2$ = 0,61	18.	$15^1/_2$: $20^3/_4$ = 0,74
		15.	16 : 19 = 0,84	22.	$9^1/_2$: 23 = 0,41
		18.	10 : 19 = 0.52	23.	11 : 20 = 0,55
		19.	10 : 27 = 0,37	24.	$10^1/_2$: $22^3/_4$ = 0,46
		21.	20 : 19 = 1,05		Mittel: 0,63
		23.	14 : $22^1/_2$ = 0,62		
		24.	12 : 17 = 0,71		
		1.	12 : 23 = 0,52		
		7.	$14^1/_4$: 24 = 0,59		
		11.	13 : 18 = 0,72		
		14.	16 : $23^1/_2$ = 0,68		
		16.	19 : 21 = 0,90		
		20.	18 : 21 = 0,86		
		21.	$14^1/_4$: 17 = 0,84		
		62.	14 : 21 = 0,67		
			Mittel: 0,68		

sichtigung gezogen werden, ob eine solche vorhanden ist. Jedenfalls ist sie, entsprechend der geringen Leistungsfähigkeit der Kohäsion, nicht bedeutend und vor allem nicht notwendig. —

Die Größe der Totalverkürzung ist bei den einzelnen Zellen großen Schwankungen unterworfen; die größte und die kleinste Verkürzung, welche ich an Zellen desselben Objektes beobachtete, zeigen Unterschiede über 30 % (vgl. Tab. 1—10). Dabei ist ferner auffallend, daß solche extreme Werte nicht gerade selten sind. Wenn man, um einen Anhaltspunkt zu haben, jene Zellen in ihrem Verhalten als extrem bezeichnet, deren Verkürzung von

Tabelle 15. *Tulipa Gesneriana.*

Breiteverkürzung bis 30 %

No., = Tab. 5 u. 6.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.
3.	9 : 9 = 1,00
5.	22 : 11 = 2,00
7.	11 : 12 = 0,91
10.	14 : 11 = 1,27
11.	9 : 8 = 1,11
12.	21 : 13½ = 1,56
13.	14 : 12 = 1,17
14.	14½ : 18 = 0.85
15.	10 : 17 = 0,59
16.	9 : 12 = 0,75
17.	15 : 17½ = 0,86
18.	13 : 11 = 1,18
19.	13 : 8 = 1,63
20.	13 : 10½ = 1,24
21.	14¼ : 10½ = 1,38
26.	19 : 11½ = 1,65
1.	10 : 10 = 1,00
3.	17 : 7 = 2,43
4.	9 : 9 = 1,00
5.	14 : 17 = 0,82
9.	19 : 16 = 1,19
13.	18 : 17 = 1,06
14.	21 : 11 = 1,91
25.	18 : 20 = 0,90
	Mittel: 1,22

Breiteverkürzung 30—40 %

No., = Tab. 5 u. 6.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite.
2.	26 : 15 = 1,60
4.	13 : 13 = 1,00
6.	9 : 12 = 0,75
8.	9¾ : 13 = 0,75
9.	21 : 14 = 1,50
22.	13¾ : 10 = 1,37
23.	12¾ : 10 = 1,28
24.	14 : 19 = 0,74
25.	12¾ : 16 = 0,79
6.	21 : 15 = 1,40
8.	15 : 17 = 0,88
11.	15½ : 14½ = 1,07
17.	14½ : 13½ = 1,08
18.	14½ : 15½ = 0,93
19.	16½ : 24 = 0,69
20.	11½ : 23 = 0,50
21.	13½ : 23 = 0,61
22.	20¾ : 19 = 1,09
	Mittel: 1,00

Breiteverkürzung über 40 %

No., = Tab. 5 u. 6.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.
1.	12 : 10 = 1,20
3.	15 : 15 = 1,00
15.	8¾ : 14 = 0,62
23.	12½ : 14 = 0,89
24.	14 : 14 = 1,00
	Mittel: 0,94

Tabelle 16. *Passiflora coerulea.*

Breiteverkürzung bis 30 %

No., = Tab. 7 u. 8.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.
1.	14½ : 18 = 0,81
2.	12½ : 22 = 0,57
3.	13¾ : 10 = 1,37
4.	14 : 14 = 1,00
7.	17½ : 15½ = 1,13
8.	15 : 16 = 0,94
15.	12½ : 12 = 1,04
31.	7 : 8½ = 0,82
	Mittel: 0,96

Breiteverkürzung 30—40 %

No., = Tab. 7 u. 8.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite.
4.	13½ : 16 = 0,84
5.	6 : 19½ = 0,31
6.	12 : 14 = 0,89
8.	5 : 16½ = 0,30
3.	7 : 10 = 0,70
5.	11¼ : 14 = 0,80
9.	14 : 16 = 0,88
10.	9½ : 9 = 1,05
11.	15¼ : 21 = 0,74
17.	13 : 17 = 0,76
20.	14 : 11½ = 1,22
29.	12½ : 15 = 0,90
30.	9¾ : 10 = 0,97
36.	18½ : 14 = 1,32
38.	11 : 9½ = 1,16
39.	11½ : 20 = 0,58
	Mittel: 0,84

Breiteverkürzung über 40 %

No., = Tab. 7 u. 8.	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) und Breite.
7.	15 : 19½ = 0,77
6.	15¼ : 14 = 1,09
12.	9 : 15½ = 0,58
19.	8½ : 19½ = 0,43
21.	16 : 18½ = 0,86
22.	27 : 16 = 0,56
27.	10 : 10½ = 0,95
28.	10¼ : 15 = 0,68
34.	12½ : 12¾ = 0,98
	Mittel: 0,77

der bezüglichen mittleren Verkürzung um mindestens 10 % verschieden ist, so erhält man auf die 249 untersuchten Zellen 31 mit extremem Verhalten, d. h. 12,45 % oder rund $^1/_8$. Dies ist ein bedeutender Bruchteil und weist darauf hin, daß man im Verallgemeinern vorsichtig sein muß und daß die Resultate einer geringen Anzahl von Versuchen leicht irreführend sein können.

Bei meinen Messungen fiel mir noch ein Umstand auf, den ich näher prüfen zu sollen glaubte. Ich erkannte nämlich, daß

Tabelle 17. *Hemerocallis flava.*

Breiteverkürzung bis 30 %		Breiteverkürzung 30—40 %		Breiteverkürzung über 40 %	
No. = Tab. 9 u. 10	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite	No. = Tab. 9 u. 10	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite	No. = Tab. 10	Verhältnis zwischen Höhe (= 1) u. Breite
3.	15 : 8 = 1,87	1.	14 : 13 = 1,07	16.	10 : 16 = 0,62
4.	$15^1/_2$: 8 = 1,94	2.	$9^3/_4$: 11 = 0,88	25.	$8^1/_2$: 13 = 0,65
9.	$9^3/_4$: 16 = 0,61	5.	$7^1/_4$: 13 = 0,56		Mittel: 0,63
10.	$14^1/_4$: $10^1/_2$ = 1,36	6.	$7^1/_4$: 11 = 0,66		
12.	$6^3/_4$: $13^1/_4$ = 0,47	7.	$11^3/_4$: 12 = 0,98		
18.	6 : $15^1/_2$ = 0,38	8.	$4^3/_4$: 16 = 0,29		
19.	$5^1/_2$: 11 = 0,50	11.	5 : 11 = 0,45		
20.	$5^3/_4$: 11 = 0,52	13.	6 : 17 = 0,35		
21.	$9^1/_4$: $14^3/_4$ = 0,63	14.	9 : $14^3/_4$ = 0,61		
1.	12 : $10^3/_4$ = 1,11	15.	6 : 15 = 0,40		
10.	8 : 13 = 0,62	16.	7 : 16 = 0,44		
23.	$8^1/_2$: $10^3/_4$ = 0,69	17.	5 : $15^1/_2$ = 0,30		
	Mittel: 0,88	3.	10 : 14 = 0,71		
		4.	14 : 17 = 0,82		
		5.	10 : 15 = 0,67		
		6.	10 : 15 = 0,67		
		12.	$7^1/_2$: 11 = 0,70		
		13.	$14^1/_2$: 11 = 1,32		
		14.	$14^1/_4$: $16^1/_2$ = 0,61		
		22.	$11^3/_4$: $8^1/_2$ = 1,31		
		24.	10 : $12^1/_2$ = 0,80		
		25.	$6^1/_2$: $8^1/_2$ = 0,78		
		27.	12 : 14 = 0,86		
		29.	$11^1/_2$: 8 = 1,44		
			Mittel: 0,84		

die Zellen im allgemeinen sich umso stärker kontrahieren, je weniger breit sie im Verhältnis zu ihrer Höhe sind. Ich suchte, dieses Verhalten zahlenmäßig zu prüfen und teilte zu diesem Zwecke die Zellen nach der Stärke ihrer Kontraktion in drei Kategorien ein, je nachdem die Verkürzung bis 30 % (exklusive), 30—40 % (exklusive), bezw. 40 % und mehr betrug. Durch Division der Breite der Zellen durch ihre Höhe erhielt ich einen Zahlenwert für ihr gegenseitiges Verhältnis bezogen auf: Höhe = 1. Diese Berechnungen sind in den Tabellen 13—17 angegeben; zur Kontrolle ist immer die Nummer der betr. Zelle aus den Tab.

1—10 beigefügt; aus den das Verhältnis angebenden Zahlen habe ich den Mittelwert berechnet.

Die Zellreste müssen hier außer Rechnung fallen, da sie nicht mehr die ursprüngliche Höhe oder Breite der Zelle besitzen.

Zur Übersicht diene

Tabelle 18. Mittelwerte aus den Tabellen 13—17.

Mittleres Verhältnis von Zellbreite zu Zellhöhe	Verkürzung bis 30 %	30—40 %	über 40 %
Lil. candidum	0,73 : 1	0,63 : 1	0,49 : 1
Lil. Martagon	0,75	0,68	0,63
Tulipa Gesner.	1,22	1,00	0,94
Passiflora coerul.	0,96	0,84	0,77
Hemerocallis fl.	0,88	0,84	0,63

Aus dieser Zusammenstellung ist zu ersehen, daß die Zunahme der Kontraktion bei der Abnahme der relativen Breite der Zellen eine allgemeine Regel ist. Es gibt freilich auch hier Zellen mit extremem Verhalten, d. h. breite Zellen, die sich stark, und schmale Zellen, die sich schwach kontrahieren; es ist daher die gefundene Regel nicht als strenges Gesetz anzusehen. Auffallend ist, daß die relativ hohen Zellen gegen das Konnektiv an Zahl zunehmen.

d) Zusammmenfassung.

1. Als Ursache der definitiven Öffnung und Kontraktion der Antherenklappen kommt nur die hygroskopische Schrumpfung in Betracht; denn

α) die Kohäsionswirkung allein beträgt im günstigsten Falle, wenn sie nämlich in allen Zellen gleichzeitig und gleichmäßig wirkt, im Durchschnitt kaum ein Drittel der Gesamtverkürzung; dieser günstigste Fall ist aber in der Natur nie verwirklicht;

β) die Gesamtverkürzung ist nicht geringer bei Ausschluß der Kohäsion.

2. Eine tatsächliche Mitwirkung der Kohäsion beim Öffnen in natura ist hiedurch nicht ausgeschlossen; doch ist eine solche Mitwirkung, wenn sie überhaupt vorhanden ist, nicht bedeutend und vor allem nicht notwendig.

3. Die Zellen verkürzen sich im allgemeinen umso energischer, je weniger breit sie im Verhältnis zur Höhe sind.

4. Die Höhekontraktion der Zellen ist im Vergleich zur Breiteverkürzung geringfügig und im allgemeinen zu dieser umgekehrt proportioniert.

Zunächst muß sich nun die Frage aufdrängen: Wie ist es bei der geringen Leistungsfähigkeit der Kohäsion möglich, daß einige Forscher auf Grund ihrer Versuche die Antherenöffnung auf Kohäsion zurückführten? Möglicherweise waren jene Versuche

derart, daß bei ihnen der für die Kohäsion günstigste Fall erreicht wurde oder dann lagen Fehlerquellen vor, welche das Resultat wesentlich beeinflußten. Auf diese letzte Möglichkeit weist schon der Umstand hin, daß die Beobachtungen der einzelnen Autoren sich in manchen Punkten direkt widersprechen.

Ich habe mich darum bemüht, möglichst alle bereits vorliegenden Versuche, die beim heutigen Stand der Frage noch in Betracht kommen, noch einmal in ausgedehnter Weise vorzunehmen, um mir ein Urteil über sie zu ermöglichen. Diesem Zwecke dienen die folgenden Kapitel des ersten Teiles der vorliegenden Arbeit.

2. Kapitel. Über den Luftgehalt der Antheren während der Öffnung. Öffnen der Antheren in feuchter Luft.

a) Bisherige Beobachtungen.

Schon in der Einleitung habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß in bezug auf die Frage, ob die Luft in den Zellen vor oder nach der Öffnung auftritt, direkt entgegengesetzte Angaben vorliegen. Die ersten Untersuchungen hierüber stammen von Steinbrinck und Brodtmann und zwar beide aus dem Jahre 1898; sie widersprechen sich gegenseitig. Brodtmann (S. 41) hat „an Tangentialschnitten von Antheren und ebenso an Querschnitten stets erst einige Zeit nach dem Auftreten der Blasen beobachtet, daß ein Schrumpfen eintrat.“ Steinbrinck stellte dagegen (1898, S. 102) an isolierten Faserzellen von *Crocus* und *Tulipa,* die er durch Mazeration erhalten hat, Schwärzung fest erst nach der Kontraktion. Bei Querschnitten war das Resultat anders (S. 100). „Sogar nachdem der ganze Querschnitt im durchfallenden Lichte schwarz geworden war, blieb er längere Zeit, etwa eine halbe Minute lang, noch bewegungslos“; doch hält Steinbrinck diese Versuche nicht für beweisend; denn es sei nicht ausgeschlossen, „daß die nicht sichtbaren mittleren Zellen der Schnitte während der Vollziehung der Krümmung der Klappenarme noch wassergefüllt waren.“

Im Gegensatz zu Steinbrinck konstatierte Schwendener (1899, S. 102): „Die Öffnungsbewegung einer Antherenklappe beginnt erst, wenn alle Flüssigkeit aus dem Lumen der Zelle verschwunden . . . ist . . . Das Präparat (Querschnitt) bleibt vollkommen unbeweglich, bis die Faserzellen entleert sind.“ Hierbei ließ Schwendener seine Objekte nicht auf dem Objektträger liegen, sondern befestigte sie zur Vermeidung des Anklebens auf einer Nadelspitze.

1899 (S. 170f.) berichtet Steinbrinck wieder über bezügliche Beobachtungen; er fand hierbei zum Teil gar keine Blasen, zum Teil aber Blasen neben flüssigkeiterfüllten Zellen. Leider fehlen quantitative Angaben über das Verhältnis zwischen den Zellen, die Luft bezw. Flüssigkeit enthalten, während doch solche Angaben für die Frage nach der Öffnungsursache sehr wichtig sind. Denn entsprechend der Zahl der lufthaltigen Zellen wird auch ihr Anteil am Öffnungsvorgang zu beurteilen sein.

Colling betrachtete die Frage nach dem Auftreten der Gasblasen als eine seiner Hauptaufgaben und bemerkt: „Ich habe meine Untersuchungen mit doppelter Sorgfalt angestellt und vor allem darauf geachtet, daß die obersten, angeschnittenen Zellen bei der Beobachtung außer Betracht kamen." Er fand „bei vier Arten die Bewegung vor der Schwärzung, bei dem Rest, über 100 Arten, dagegen nach der Schwärzung".

Gegen dieses Resultat wandte sich Steinbrinck 1906 (S. 722, Anm.): „Aus Collings Pflanzenliste habe ich . . . nahezu 20 Arten . . . herausgegriffen." Bei „trockenen Antheren, deren Fächer weit klaffen und den Staub freigegeben haben, deren Klappen aber noch nicht stark geschrumpfelt sind", wird man, „(wenn nicht etwa ein zu weit vorgeschrittenes Stadium des Wasserverlustes getroffen worden ist) das Faserzellgewebe saftgefüllt und klar vor sich sehen. Bei späteren Stadien ist dieses klare Gewebe stellenweise durch Gruppen blasenhaltiger schwarzer Zellen unterbrochen . . ." Bei diesen Feststellungen breitete Steinbrinck die unverletzten, geöffneten Antherenfächer mit der Innenseite nach oben auf dem Objektträger aus und prüfte die Flächenansicht mikroskopisch. „Benützt man ein Deckglas, so tut man gut, die Luft zwischen dem Objekt und dem Glase vorher durch einen Tropfen Öl zu verdrängen." — Hier wird also auf einen Unterschied im Luftgehalt bei verschiedenen Öffnungsstadien hingewiesen; quantitative Angaben, auf die es vor allem ankommt, fehlen.

Bezügliche Versuche von Schneider beschränkten sich auf isolierte Zellen; sie wurden bereits im 1. Kapitel angeführt.

Auch Hannig hat die Luftfüllung geprüft (S. 202, 204, 212); seine Schnitte untersuchte er nicht nur unter Öl, sondern stellte sie auch unter Öl her. Er fand, daß die Gasblasen nur den angeschnittenen Zellen aufsaßen (Fig. S. 204); im Innern des Schnittes fanden sich häufig zu Beginn der Öffnung keine oder nur vereinzelte Blasen.

An dieser Stelle sollen noch Hannigs Versuche über „Öffnen der Antheren in absolut feuchter Luft" (S. 197 ff.) erwähnt werden, da sie ebenfalls zur Frage nach dem Luftgehalt gehören. Hannig beobachtete, daß Antheren von *Lilium umbellatum* und *Butomus umbellatus* in der feuchten Kammer sich öffneten, sofern sie hierbei vom Sonnenlicht getroffen wurden, indem sie sich durch Lichtabsorption stärker erwärmten, als die sie umgebende Luft. Schnitte von derartig geöffneten Antheren, welche Hannig unter Öl herstellte und unter Öl untersuchte, erwiesen sich als mit Flüssigkeit gefüllt; die Zellen ließen „den plasmatischen bezw. wässrigen Inhalt" (S. 202) direkt erkennen.

b) Bemerkungen zu den bisherigen Resultaten.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß neben der Zeit des Auftretens der Gasblasen auch ihre relative Häufigkeit ins Auge gefaßt werden muß. Im vorigen Kapitel habe ich gezeigt, daß die Schrumpfung in den Faserzellen der Antheren 3—4mal leistungsfähiger ist als die Kohäsion. Es ist somit unter der Annahme, daß jede Kraft

für sich ungehindert zur Wirkung gelange, die Hygroskopizität, wenn sie nur in einem Drittel der Zellen aktiv ist, bereits ebenso wirksam wie die Kohäsion in sämtlichen übrigen Zellen. Untersuchungen über das allmähliche Zunehmen der lufterfüllten Zellen geben darum ein Mittel zur Feststellung, wieviel die Kohäsion und wieviel die Schrumpfung beim Öffnungsvorgang tatsächlich leisten.

Zu diesem Zwecke sind möglichst große Flächenansichten von Klappen zu verwenden. Diese lassen sich nach meiner Erfahrung aber nicht wohl auf der Nadelspitze untersuchen; auch wenn sie trocken auf den Objektträger gelegt werden, heben sich die lufthaltigen Zellen nicht mit genügender Deutlichkeit von den übrigen ab, weil die Epidermis bezw. das Tapetum über der Faserzellschicht liegen. Es erweist sich als notwendig, die Klappen in einer Flüssigkeit unter einem Deckgläschen zu beobachten; es sind dann die Luftblasen viel deutlicher zu sehen.

Steinbrinck und Hannig untersuchten ihre Objekte unter Öl. Dabei unterließen sie es aber, zuerst die Frage zu prüfen, ob nicht allfällig vorhandene Luft aus den Zellen durch die Untersuchungsflüssigkeit verdrängt wird. Daß Flüssigkeiten die Luft speziell in dynamischen Geweben mitunter schnell verdrängen, konstatierte z. B. Steinbrinck (1899, S. 230) an Elateren von *Frullania dilatata;* ganz trockene Stücke erschienen bei Zusatz von Glyzerin „oft ihrer ganzen Länge nach sofort hell“.

Zur Prüfung der Frage, ob aus den Antherenzellen Luft durch Öl verdrängt wird, verwandte ich zunächst dünne Schnitte von vollständig trockenem Holundermark, die ich in Olivenöl legte. Sie erschienen zwar im Mikroskop schwarz; doch befanden sich die Luftblasen meist nicht mehr im Zellinnern, da die Größe der Blasen diejenige der Zelle oft überschritt; auch ließen sich die Blasen entfernen, wenn ich den Schnitt durch Darüberstreichen mit der Nadel abwischte. Antherenklappen, die schon Monate lang trocken gelegen hatten, zeigten in Olivenöl bereits nach wenigen Sekunden in einem bedeutenden Teil der Zellen flüssigen Inhalt; die Schwärzung war äußerlich, indem die Luftblasen an Unebenheiten der Epidermis und der Schnittflächen hängen blieben; auch hier konnten sie mit der Nadel leicht entfernt werden. Im binokularen Mikroskop, und bei schwacher Vergrößerung auch im gewöhnlichen Mikroskop, konnte ich direkt beobachten, wie schon in den ersten Minuten nach dem Einlegen der Objekte in Öl Luftblasen aus ihren Zellen aufstiegen.

Auf diese Weise erklärt sich leicht, daß Hannig die meisten Zellen mit Flüssigkeit gefüllt und die Luftblasen außerhalb der Zellen fand, da er die Schnitte sogar unter Olivenöl herstellte; die Antheren waren dabei jedenfalls längere Zeit unter Öl, so daß dasselbe Gelegenheit hatte, einzudringen, und bei den Bewegungen des Schneidens wurden ohne Zweifel viele außen anhängende Luftblasen abgeschüttelt.

Es liegt also hier eine Fehlerquelle vor, die nicht vernachlässigt werden darf, und es ist auffällig, daß die Beobachtungen Brodtmanns, Schwendeners und Collings ohne Öl vorgenommen wurden.

c) Eigene Untersuchungen.

Zunächst mußte ich darauf sehen, eine Methode ausfindig zu machen, welche die erwähnte Fehlerquelle möglichst vermeidet. Am einfachsten wäre es, die Untersuchungen ohne jede Flüssigkeit vorzunehmen, doch konnte ich von dem Gebrauch einer solchen nicht absehen, weil bei größeren Flächenansichten von Klappen die lufthaltigen Zellen sich nicht deutlich genug abheben. Ich prüfte darum eine Anzahl von Flüssigkeiten auf die Schnelligkeit, mit der sie Luft aus Präparaten vertreiben, so: Gelatine (10, 20, 30, 40 %), Glyzeringelatine, dickflüssig gewordenes Immersionsöl, Paraffin von solchem Schmelzpunkt, daß es bei Zimmertemperatur eben noch flüssig blieb, Kanadabalsam und Wasserglas. Es ergab sich durch Versuche mit Holundermark und Antherenstücken, daß in sämtlichen genannten Flüssigkeiten sich die Luft in den Zellen nicht besser erhält, als bei Anwendung von Olivenöl; es wurde sofort ein beträchtlicher Teil der Luft aus den Präparaten verdrängt. Ich kehrte deshalb zu Olivenöl zurück.

Zur Untersuchung verwandte ich meist ganze Klappen oder doch große Stücke von solchen. So ist die Möglichkeit ausgeschlossen, Präparate zu erhalten, die gerade zufällig sehr viel oder sehr wenig Luft aufweisen. Die Klappen löste ich vom Konnektiv mit einer feinen Schere ab, da sich mit einer solchen schneller arbeiten läßt als mit einem Messer. Auf schnelles Arbeiten ist deshalb zu achten, weil sonst während des Präparierens Luft in die Zellen eintreten kann.

Ich legte die Klappen trocken auf den Objektträger und brachte neben das Objekt sofort einen Tropfen Öl. In diesen stellte ich ein Deckgläschen mit einer Kante und ließ es dann auf das Objekt fallen. So wird es in demselben Moment, wo es in das Öl zu liegen kommt, vom Gläschen bedeckt, und die Luft wird zum größten Teil am Entweichen gehindert. Bei mehreren solchen Präparationen, die ich unter dem Mikroskop vornahm, konnte ich direkt beobachten, daß nur wenige Luftblasen aus dem Präparat entwichen; ganz konnte ich dies nicht verhindern. — Man kann auch auf das trocken liegende Objekt ein Deckgläschen aufsetzen und dann das Öl vom Rande kapillar hineinsaugen lassen; nur gelingt es dann meist nicht, alle auf und neben dem Objekt befindliche Luft aus dem Präparate zu entfernen.

Auf diese Weise untersuchte ich den Luftgehalt bei verschieden weit vorgeschrittener Öffnung. Um die Resultate miteinander vergleichen zu können, unterschied ich im Öffnungsvorgang folgende vier Stadien:

1. Stadium: Beginn der Öffnung, Naht eben gerissen, die Klappen jedoch noch geschlossen;
2. Stadium: Klappen zurückgebogen; die Antheren noch in der ursprünglichen Länge;
3. Stadium: Anthere auf die Hälfte der Gesamtverkürzung kontrahiert;
4. Stadium: Anthere vollständig verkürzt.

Von den Präparaten fertigte ich mit dem Prisma Zeichnungen an (Zeiß, Oc. 3, Obj. A od. D), wobei ich immer einen möglichst großen Teil der Klappe in das Gesichtsfeld zu bekommen suchte. In die Zeichnungen trug ich die lufthaltigen Zellen genau ein; diese befanden sich durchaus nicht etwa, wie Hannig angibt, am Rande des Präparates, sondern waren ziemlich gleichmäßig in der Klappe verteilt und füllten die Zellen vollständig. Selbstverständlich zeichnete ich nur jene Luftblasen ein, die sicher sich innerhalb der Zellen befanden, was daran unzweifelhaft zu erkennen war, daß die Grenzen der Blasen mit denen der Zellen zusammenfielen und daß die Fasern über die Blase hinweggriffen.

Auf diese Weise untersuchte ich Antheren von *Tulipa Gesneriana, Fritillaria meleagris, Lilium candidum, L. Martagon, L. bulbiferum, Campanula persicifolia, Papaver Rhoeas, Aquilegia vulgaris, Tropaeolum maius, Colchicum autumnale* in den verschiedenen Öffnungsstadien.

Den prozentualen Luftgehalt suchte ich durch Wägung zu bestimmen, indem ich die Zeichnungen ausschnitt, wog und nachher die lufthaltigen Zellen herausschnitt und diese selbst oder den zurückgebliebenen Teil der Zeichnung wieder wog. Aus den so erhaltenen Zahlen läßt sich der relative Luftgehalt des gezeichneten Klappenstückes angeben. — Von *Tulipa Gesneriana, Lilium candidum, L. Martagon* und *Colchicum autumnale* habe ich eine größere Anzahl von Zeichnungen hergestellt und gewogen; die Resultate hieraus sind in den unten folgenden Tabellen 19—22 zusammengestellt. Die Zahlen der an den übrigen Antheren angestellten Versuche mitzuteilen, halte ich nicht für nötig, da sie weniger zahlreich sind; im wesentlichen stimmen sie mit den Zahlen der Tabellen 19—22 überein.

Nach Hannigs Methode beobachtete ich auch das Verhalten von Antheren in der feuchten Kammer. Seine Angaben kann ich, mit Ausnahme derjenigen über den Luftgehalt der Antheren, in vollem Umfange bestätigen für *Tulipa Gesneriana, Lilium candidum, L. Martagon, L. bulbiferum, Campanula persicifolia.* Dagegen öffneten sich in der feuchten Kammer auch bei Besonnung nicht die Antheren von *Fritillaria melagris, Aquilegia vulgaris, Iris germanica, I. pseudacorus;* bei *Papaver Rhoeas* riß die Naht, doch schlugen die Klappen nicht zurück und verkürzten sich nicht. Die sich nicht öffnenden Antheren ließ ich immer so lange in der feuchten Kammer, bis die Kronblätter abfielen oder wegen der Feuchtigkeit zu faulen begannen; die Versuche wurden erst abgebrochen, nachdem Kontrollantheren in den gleichen Entwicklungsstadien sich schon mehrere Tage geöffnet hatten.

Die Antheren, welche sich in der feuchten Kammer bei Besonnung öffnen, tun dies auch bei Bestrahlung mit künstlichem, z. B. elektrischem Licht.

Daß sich die Antheren in feuchter Kammer im dunkeln Thermostaten nicht öffnen, hat bereits Hannig festgestellt; wohl aber tritt Öffnung ein unter dem Einfluß strahlender Wärme, die ich mit Hilfe von zwei berußten Glühlampen (zu 16 Kerzen) herstellte; die

Temperatur stieg im Innern der feuchten Kammer bei diesen Versuchen auf 42° C.

Der einzige Punkt, in dem meine Beobachtungen von denen

Tabelle 19. *Tulipa Gesneriana.*

1. Stadium

	Gewicht der Zeichnung in g: Gesamtgewicht	Gewicht der Zeichnung in g: Luftblasen allein	Luftgehalt in %
F.K.	0,39	0,12	30,76
F.K.	0,165	0,035	21.21
	0,195	0,045	23,08
	0,35	0,095	27,14
	0,275	0,075	27,56
	0,27	0,07	25,96
	0,37	0,11	29,73
	0,335	0,09	26,86
	0,49	0,12	24,49
	0,115	0,025	21,74
	0,245	0,09	36,73
	0,34	0,095	27,91
	0,40	0,095	23.75
		Mittelwert:	26,76

2. Stadium

	Gewicht der Zeichnung in g: Gesamtgewicht	Gewicht der Zeichnung in g: Luftblasen allein	Luftgehalt in %
FK.	0.095	0,055	57,89
	0.375	0,145	39.46
	0,32	0.14	43,75
	0.23	0,10	43.48
	0,15	0,065	43,33
	0.165	0,075	45.45
	0,19	0.085	45,26
	0.155	0,075	48,39
		Mittelwert:	45,88

3. Stadium

	Gewicht der Zeichnung in g: Gesamtgewicht	Gewicht der Zeichnung in g: Luftblasen allein	Luftgehalt in %
F.K.	0,27	0.18	66.67
	0,13	0.12	92.31
	0.16	0,15	93,75
F.K.	0,39	0.37	94.87
	0,175	0.16	91,43
	0.15	0,14	93.33
F.K.	0,17	0,15	88,23
		Mittelwert:	88,66

Tabelle 20. *Lilium Martagon.*

1. Stadium

	Gewicht der Zeichnung in g: Gesamtgewicht	Gewicht der Zeichnung in g: Luftblasen allein	Luftgehalt in %
F. K.	0,09	0,01	11,11
	0,185	0,025	13,50
F.K.	0,32	0,035	10,94
	0,16	0,015	9,38
	0,155	0,03	19,35
	0,295	0,04	13,58
F.K.	0,27	0,035	12,96
	0,21	0,045	21,43
	0,16	0,02	12,50
	0,07	0,01	14,29
	0,28	0,03	10,72
		Mittelwert:	13,61

2. Stadium

Gewicht der Zeichnung in g: Gesamtgewicht	Gewicht der Zeichnung in g: Luftblasen allein	Luftgehalt in %
0,27	0,10	37,04
0,31	0.12	38,71
0,30	0,145	48,33
0,175	0,045	25,71
0,325	0,07	21,63
0,31	0,075	24,91
0,145	0,035	24,14
0.195	0.08	41,02
0,12	0,045	37,50
0,18	0,065	36,11
0,19	0,045	23,68
	Mittelwert:	32,56

3. Stadium

Gewicht der Zeichnung in g: Gesamtgewicht	Gewicht der Zeichnung in g: Luftblasen allein	Luftgehalt in %
0,28	0,26	92.86
0,08	0.07	87.50
0.115	0.10	86.94
0,22	0,195	88,64
0,07	0,055	78,57
0,06	0,045	75,00
0,12	0.10	83,53
0,18	0.16	88,89
0,16	0,145	90,62
0,195	0,18	92,32
0,115	0.095	82,61
0,18	0,135	75,00
	Mittelwert:	85,19

Hannigs wesentlich abweichen, ist der Luftgehalt der in der feuchten Kammer sich öffnenden Antheren. Es ist dies bei der Verschiedenheit der Arbeitsmethoden nicht auffallend; auch ich fand

die Antheren, wenn ich sie unter Öl schnitt, bis auf wenige Stellen mit Flüssigkeit gefüllt. Wandte ich dagegen die beschriebenen Vorsichtsmaßregeln an, so zeigten die betreffenden Antheren im Luftgehalt keinen Unterschied von denen, die sich normal bis auf das gleiche Stadium geöffnet hatten. Die entsprechenden Wägungs-

Tabelle 21. *Lilium candidum.*

1. Stadium			2. Stadium			3. Stadium		
Gewicht der Zeichn. in gr		Luftgehalt in %	Gewicht der Zeichn. in gr		Luftgehalt in %	Gewicht der Zeichn. in gr		Luftgehalt in %
Gesamtgewicht	Luftblasen allein		Gesamtgewicht	Luftblasen allein		Gesamtgewicht	Luftblasen allein	
0,06	0,005	8,33	0,36	0,21	58,33	0,425	0,36	85,41
0,33	0,03	9,09	0,375	0,19	50,67	0,37	0,295	79,73
0,295	0,03	10,17	0,26	0,105	40,40	0,26	0,22	84,62
0,345	0,035	10,13	0,37	0,215	58,11	0,34	0,275	80,88
0,35	0,035	10,00				0,45	0,345	76,67
0,23	0,025	10,87				0,43	0,315	73,26
0,345	0,05	14,49				0,35	0,31	88,57
0,295	0,04	13,56				0,235	0,21	89,36
0,42	0,08	19,05				0,39	0,30	76,92
0,22	0,04	18,18				0,40	0,33	82,50
0,265	0,04	15,09				0,17	0,155	79,41
						0,23	0,205	89,13
Mittelwert:		12,63	Mittelwert:		51,88	Mittelwert:		82,21

Tabelle 22. *Colchicum autumnale.*

1. Stadium			2. Stadium		
Gewicht der Zeichnung in gr		Luftgehalt in %	Gewicht der Zeichnung in gr		Luftgehalt in %
Gesamtgewicht	Luftblasen allein		Gesamtgewicht	Luftblasen allein	
0,295	0,08	27,09	0,39	0,24	61,54
0,39	0,105	26,91	0,195	0,14	71,78
0,22	0,05	22,73	0,245	0,17	69,39
0,215	0,065	30,23	0,335	0,205	61,18
0,24	0,05	20,83	0,265	0,175	66,04
0,19	0,05	26,32	0,26	0,215	82,69
0,39	0,085	21,79	0,39	0,33	84,67
0,31	0,08	25,81	0,41	0,325	79,27
0,24	0,08	33,33	0,32	0,27	84,37
0,25	0,085	34,00	0,345	0,30	86,95
Mittelwert:		26,90	Mittelwert:		74,79

resultate sind in die Tabellen 19 und 20 eingetragen und durch F. K. (= „Feuchte Kammer“) hervorgehoben.

Die Tabellen beziehen sich auf die 3 ersten Öffnungsstadien; die Klammern bedeuten, daß die betreffenden Zeichnungen zu derselben Klappe gehören. Im 4. Stadium waren die Klappen völlig mit Luft gefüllt; die Beträge für den Luftgehalt waren über 95%; das Manko bis zu 5% ist auf Rechnung der Versuchsfehler zu setzen und belanglos.

Zur Übersicht diene

Tabelle 23.

Mittlerer Luftgehalt in verschiedenen Öffnungsstadien.

	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
	%	%	%
Tulipa Gesneriana	26.76	45.88	88,66
Lilium candidum	12.63	51.88	82.21
Lilium Martagon	13.61	32.56	85,19
Colchicum autum.	26,90	74,79	ganz lufterfüllt

Es ist somit schon bevor eine Öffnungsbewegung eintritt 1/8 bis 1/4 der Zellen lufthaltig, und zwar füllt die Gasblase, was besonders hervorgehoben sei, soweit sichtbar das ganze Lumen der betr. Zellen, so daß ihre nachfolgende Verkürzung rein hygroskopisch sein muß. Bei *Tulipa* ist schon im ersten Stadium Kohäsion und Hygroskopizität im Gleichgewicht, da diese etwa dreimal stärker ist als jene; bei *Tulipa* und *Lilium candidum* überwiegt die Hygroskopizität bereits beim Zurückklappen, vor der eigentlichen Verkürzung (2. Stadium) bedeutend. Im 3. Stadium, wenn also die Verkürzung zur Hälfte vollendet ist, sind die kohäsiv wirkenden Zellen nur noch eine unbedeutende Minderheit. Bei *Colchicum* trat dies schon im 2. Stadium ein, und die Antheren waren im 3. Stadium vollständig mit Luft gefüllt.

Bei diesen Angaben ist stets in Erwägung zu ziehen, daß sie kleinste Werte darstellen, weil auch bei der beschriebenen Methode immer etwas Luft entweicht und sich so der Messung entzieht.

d) Zusammenfassung.

1. Beobachtung unter Öl liefert nur dann zuverlässige Resultate, wenn Vorsorge getroffen wird, daß möglichst wenig Luft durch das Öl aus den Zellen verdrängt wird. Die Methode Hannigs, die Schnitte sogar unter Öl herzustellen, ist unbrauchbar.

2. Schon beim Reißen der Naht sind über 10% der Faserzellen lufthaltig.

3. Eine nennenswerte Beteiligung der Kohäsion an der Öffnungsbewegung ist nur denkbar bis zur Geradestreckung der Klappen; nachher überwiegt auf jeden Fall die Schrumpfung.

4. Im feuchten Raum öffnen sich bei Insolation sowie unter dem Einfluß strahlender Wärme die Antheren mancher Pflanzen; andere Pflanzen öffnen ihre Antheren unter denselben Umständen nicht.

5. Antheren, welche sich in der feuchten Kammer geöffnet haben, zeigen in bezug auf Luftfüllung dasselbe Verhalten wie normal geöffnete.

3. Kapitel. Über Faltenbildung der dünnen Membran.

a) Bisherige Beobachtungen.

Wie in der Einleitung schon bemerkt wurde, liegen in bezug auf Faltenbildung der dünnen Faserzellmembranen direkt widersprechende Angaben vor. Es ist dabei zu beobachten, daß, wie Steinbrinck

(1898, S. 99) hervorhebt, nicht jede Faltung für Kohäsionsmechanismus beweisend ist; „mäßige oder teilweise“ Faltung genügt nicht, da man „diese Ausweichungen etwa den unregelmäßigen Widerständen der verbogenen Fasern und der Einwirkung der Nachbarzellen zur Last legen darf.“ Es sind vielmehr „stark eingestülpte Quetschfalten zwischen den zusammengepreßten Verdickungsfasern“ erforderlich.

Sowohl Schinz, welcher als erster Falten beobachtete, als Steinbrinck bei seiner ersten bezüglichen Veröffentlichung (1895, S. 59) hielten die beobachteten Falten nicht für Kohäsionsfalten. Schinz führt sie (S. 29) auf „ungleiche Quellung verschiedener Schichten“ zurück und Steinbrinck (1895, S. 59) bemerkt, daß die radialen Fasern, „wenn sie genügend ausgesteift sind, der Membran eine kegelartige Einwölbung aufnötigen, die an einen geöffneten Regenschirm erinnert“. Erst seit 1898 spricht Steinbrinck von Kohäsionsfalten; er verweist (1901, S. 556) auf die Figuren: 1, 2, 3, 4, 9 in der Schwendener-Festschrift, sowie auf Fig. 15, 18, 21, 25 der Dodonaea (1895); eine andere Figur findet sich im Biologischen Zentralblatt (1906, S. 672, Fig. 9). Im Gegensatz hiezu fand Schwendener (1899, S. 103) die Membranen „straff gespannt, ohne jemals Falten zu bilden“.

Brodtmann und Colling bestritten, daß das Vorhandensein von Faltungen für Kohäsionsmechanismus beweiskräftig sei. Brodtmann gibt als Grund an, es müsse „die Membranfalte, welche in die eine Zelle eingestülpt wird, notwendig aus der Nachbarzelle ausgestülpt werden. Es müßte also in jeder zweiten Zelle die Kohäsionskraft des Wassers nicht wirken oder kleiner sein als in der ersten. Das ist jedenfalls ein logischer Schluß, aber eine Unmöglichkeit“. Diese Argumentation Brodtmanns scheint mir nicht zwingend. Durch die Falten soll das Zellumen so verringert werden, wie es dem verminderten Wassergehalte entspricht, und diese Volumenverkleinerung wird dadurch nicht aufgehoben, daß neben Einstülpungen auch Ausstülpungen vorkommen.

Die Bemerkungen von Brodtmann und Colling weisen im Grunde nur auf den schon von Steinbrinck aufgestellten Satz hin, daß nicht jede Falte als Kohäsionsfalte angesprochen werden darf, sondern daß eine solche als „Zerknitterung“ der Radialwände auftreten muß. Die Beobachtungen Steinbrincks, wie er sie in den zitierten Figuren veröffentlicht hat, sind durch die erwähnten theoretischen Erörterungen Brodtmanns und Collings nicht entkräftet; wichtiger scheint mir die Beobachtung Collings (S. 19), er habe „nur ungefaltete Außenwände der Faserzellen“ gefunden.

Eingehend behandelt Schneider (1908, S. 72 ff.) „die Membranfalten und die elastische Entfaltung nach Steinbrinck“. Dieser hatte das Material, von dem die Figuren stammen, nach Paraffineinbettung mit dem Mikrotom oder nach Befestigung auf erwärmtem Siegellack mit dem Rasiermesser geschnitten (vgl. Steinbrinck, 1901, S. 555) und Schneider bemerkt hierzu (S. 74): „Daß eine nachher vorliegende, wirkliche Zerknitterung der so äußerst dünnen Membranen zwischen den festen Fasern als normaler Zustand betrachtet wird, ist nicht zulässig.“ Hierauf erwidert Steinbrinck (1909, S. 303): „Nun stelle man sich aber einmal

vor, die starken Verbiegungen ganzer Zellen, die starke Faltung ihrer Membranen, die gemeinsam in Schnitten trockner Antheren oft das Bild knäuelartiger, fast unentwirrbarer Verschlingungen hervorbringen, träten in den betreffenden ausgetrockneten Objekten erst als Folge der Paraffineinbettung oder der Xylolbehandlung auf. Wie groß müßte die dadurch herbeigeführte Kontraktion dieser Gewebe notwendigerweise sein! Von einer derartigen, nachträglichen, künstlich bewirkten Kontraktion ist aber nach Maßgabe entsprechender Messungen durchaus nichts zu merken!" — Außerdem wendet sich Schneider gegen die Zeichnungen Steinbrincks und hebt den Umstand hervor, daß die zusammengehörenden Figuren, welche das betreffende Gewebe vor und nach der Wasserabgabe zur Darstellung bringen, nicht die nämlichen, sondern jeweilen andere Zellen wiedergeben. So fehlen „die richtigen Vergleiche" und deshalb auch „die Basis für einen zwingenden Beweis in irgendwelcher Richtung." Diesen Einwand Schneiders übergeht Steinbrinck in seiner Antwort.

Hannig hat sein Material zur Beobachtung von Falten weder in Paraffin eingebettet noch auf Siegellack befestigt, sondern von demselben unter Öl mäßig dicke Tangentialschnitte hergestellt. Er fand Falten, die er als Kohäsionsfalten ansieht und die er in Figur 5 (S. 213) wiedergibt, welche ich besonderer Beachtung empfehle. Sie ist stark verschieden von denen Steinbrincks; die von diesem geforderten Zerknitterungen fehlen vollständig. Hannig beschreibt die Verhältnisse wie folgt: „Die Fasern schließen bei geöffneter Anthere so eng aneinander, daß kaum mehr etwas von der dünnen Membran zu sehen ist. Es scheint vielmehr Verdickungsleiste neben Verdickungsleiste zu liegen und schon oberflächliches Zusehen läßt erkennen, daß die Leisten der aneinanderstoßenden Zellen ineinander greifen, wie man die Finger zweier Hände ineinander schiebt." Er spricht dann von Verbiegungen und Faltungen der dünnen Membran; die Figur 5, II, welche eine „ganz einwandfreie", tiefer liegende Zelle wiedergibt, zeigt aber keine Falten der dünnen Membran zwischen den Faserköpfen, sondern geradlinigen Verlauf; die Fasern liegen freilich nicht in einer Geraden, sondern drücken sich in das Lumen der benachbarten Zelle hinein.

Zweifellos entsprechen diese von Hannig beobachteten Falten nicht den Bedingungen, welche Steinbrinck für Kohäsionsfalten aufstellt; es ist aber deshalb nicht ausgeschlossen, daß sie durch Kohäsion entstanden sind. Es soll darum im folgenden untersucht werden, ob Falten der dünnen Membran vorkommen, welche Gestalt sie besitzen und auf welche Kräfte sie eventuell zurückzuführen sind.

b) Eigene Untersuchungen.

Zunächst prüfte ich Schnitte, die ich mit dem Mikrotom und ohne Vorbehandlung mit dem Rasiermesser hergestellt hatte, um mir über die Beobachtungen Steinbrincks und Hannigs ein Urteil zu ermöglichen. Im übrigen ist der Wert dieser Untersuchungen beschränkt, da sie mit unkontrollierbaren Fehlern verbunden sind. So

läßt sich nicht entscheiden, ob nicht durch den Druck des Messers Falten hervorgerufen werden, und bei der Paraffineinbettung kann die Vorbehandlung des Materials durch entwässernde und härtende Flüssigkeiten die Form desselben verändert haben. Ich fand, daß trockene Antheren von *Tulipa Gesneriana* und *Lilium candidum,* die 9 mm lang waren, beim Einlegen in Alkohol sich auf ca. 12 mm verlängerten und diese Länge in allen folgenden bei der Paraffineinbettung gebräuchlichen Medien beibehielten. Dieser Umstand ist an sich für die Beweiskraft der Beobachtungen Steinbrincks an Mikrotomschnitten günstig; denn wenn selbst die durch das Einbetten wieder verlängerten Antheren die von Steinbrinck abgebildeten starken Zerknitterungen aufweisen, so ist anzunehmen, daß diese Faltungen in vollständig verkürzten Antheren eher noch stärker seien. —

Zur Nachprüfung der Befunde Steinbrincks und Hannigs untersuchte ich mit Ölimmersion folgende Objekte:

α) Mikrotomschnitte von:
Tulipa Gesneriana, radial längs, 20 μ dick;
tangential längs, 30 μ dick;
Lilium candidum, tangential und radial längs, 30 μ dick;
Lilium Martagon, dito;
Iris germanica, dito;
Leucoïum vernum, dito;
Passiflora coerulea, dito;
Digitalis purpurea, radial und tangential längs, 20 μ dick.

β) Von Hand mit dem Rasiermesser hergestellte tangentiale Längsschnitte von *Tulipa Gesneriana, Lilium candidum, Lilium Martagon.* Um Deformationen zu vermeiden, habe ich die Objekte nicht auf erwärmtem Siegellack befestigt, sondern die Klappen einfach quer über den linken Zeigfinger gelegt und mit Mittelfinger und Daumen derselben Hand festgehalten.

Alle Präparate stammten von trockenen Antheren.

Bei beiden Arten von Schnitten konnte ich tatsächlich Falten der dünnen Membran an den Radialwänden konstatieren, und zwar entsprachen sie in ihrer Form genau der Beschreibung, welche Hannig von ihnen gibt: Fasern von benachbarten Zellen greifen ineinander und die dünne Membran ist jeweilen außen um sie herum gelegt, so daß die Fasern sich immer an der konkaven Seite der Falte, und zwar an der Stelle der größten Ausbiegung, befinden (vgl. Hannig, S. 213, Fig. 5, II). Zwischen den Fasern aber verlaufen die dünnen Membranen, genau wie in der Figur Hannigs, gerade; von einer eigentlichen Faltung der dünnen Membran selbst ist also nicht die Rede. Ferner sind die beschriebenen Falten verschwindende Ausnahmen; in einem Mikrotomschnitt, der eine Klappe beinahe vollständig getroffen hat, finden sich etwa 3—5 Stellen, welche deutlich derartige Falten zeigen; im übrigen fehlen sie oder ist ihr Vorkommen zweifelhaft.

Faltungen der epidermalen Tangentialwände stellt Steinbrinck dar in den Figuren 15, 18, 21, 25 der Dodonaea und in Fig. 9 der Schwendener-Festschrift. Colling fand keine derartigen

Falten und meine Beobachtungen stimmen mit den seinen überein. Man erhält zwar oft den Eindruck, als ob Falten vorhanden wären; doch rührt dies daher, daß die Faserenden nicht in einer Geraden liegen und die sie bedeckende dünne Membran deshalb auf- und absteigt. Bei genauem Zusehen kann man bei jeder Biegungsstelle der Membran ein Faserende finden; dazwischen verläuft die Membran gerade.

Falten, wie sie Steinbrinck abbildet (bes. Biol. Centr. 1906, S. 672, Fig. 9c), konnte ich nirgends beobachten, trotzdem ich z. T. Antheren derselben Pflanzen untersuchte. Es scheint mir, daß jene Zeichnungen von solchen Stellen des Präparates stammen, die bei der Herstellung zufällig stark deformiert wurden. Darauf deutet die Angabe Steinbrincks, die Arbeitsmethode betreffend, hin (1901, S. 555) „Ich benutze Paraffinmaterial. Ich bringe die Schnitte sofort auf den Objektträger, setze wiederholt Xylol zu, um das Paraffin zu entfernen und verdränge dann das Xylol durch absoluten Alkohol. Dieser läßt die vorher kaum sichtbaren und sehr durchsichtigen Schnitte sofort undurchsichtig-grauweiß erscheinen. So bieten sich auch sehr kleine und zarte Schnittstückchen dem Auge sehr deutlich dar und lassen sich leicht nach Wunsch zusammenrücken und gruppieren.“ Es ist kaum anzunehmen, daß die „sehr dünnen und zarten Schnittstücke“ bei der Verschiebung auf dem Objektträger keine Formveränderung erfahren haben, da ja die Gruppierung erst nach der Auflösung des Paraffins vorgenommen wurde.

Um diese Fehlerquelle zu vermeiden, habe ich die Mikrotomschnitte sofort auf dem Objektträger festgeklebt mit Hilfe einer äußerst fein zerteilten Schicht einer Mischung Collodium-Nelkenöl. Aus dieser Lage kamen die Schnitte nicht wieder heraus, da sie während der Behandlung mit Xylol kleben blieben und nachher sofort in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. —

Die besprochenen Versuche mit Schnitten halte ich, wie bereits bemerkt, nicht für beweisend und habe sie lediglich im Interesse einer vorläufigen Orientierung ausgeführt. Wichtiger sind Untersuchungen von ganzen Klappen, weil hier Deformationen weniger zu befürchten sind. An solchen soll im folgenden untersucht werden, ob Falten auch im undeformierten Zustande vorkommen, welche Gestalt sie haben und wodurch sie entstanden sind.

Ich untersuchte ganze, trockene Klappen von *Tulipa Gesneriana*, *Lilium candidum* und *Lilium Martagon* unter Olivenöl und fand auch hier Falten wie bei den Schnittpräparaten, doch waren sie hier noch seltener. Die von Steinbrinck und Hannig beobachteten Falten dürften demnach zum Teil auf Deformation zurückzuführen sein; zum Teil aber sind sie, wenigstens in der Form, wie sie Hannig beobachtet hat, auch in undeformierten, trockenen Klappen vorhanden. Auf Hygroskopizität können diese Falten nicht zurückgeführt werden; wohl aber liegt der Gedanke nahe, sie seien vielleicht durch die anfänglich wirksame Kohäsion entstanden, hätten sich später, da ja das Füllwasser nicht in allen

Zellen gleichzeitig reißt, nicht wieder ausgleichen können und hätten sich so auch während der nachfolgenden hygroskopischen Verkürzung erhalten.

Zur Prüfung der Frage, wie weit diese Erklärungsmöglichkeit zutrifft, mußte ich versuchen, das Entstehen einer solchen Falte im Mikroskop zu beobachten. Hierzu ist nur ein Objekt tauglich, welches im unverletzten Zustande die Faserschicht möglichst deutlich zur Beobachtung darbietet; Antheren mit mehreren Schichten von Faserzellen oder einschichtige mit großer Epidermis sind nicht geeignet. Ich wählte unter dem mir zur Verfügung stehenden Material Antheren von *Lilium Martagon*, weil diese nur eine Faserzellschicht und eine dünne Epidermis besitzen, welche die Beobachtung von Faserzellmembranen in intakten Klappen nicht hindert.

Die Klappen legte ich im vollständig wasserdurchtränkten Zustand auf den Objektträger und beobachtete sie während des ganzen Verlaufs des Austrocknens. Es ergab sich, daß die wenigen Falten, die sich überhaupt beobachten lassen, nicht nur schon vor dem Auftreten der Luftblasen vorhanden sind, sondern schon zu einer Zeit, wo die Klappen noch vollständig von Wasser umgeben sind bezw. in demselben schwimmen, also bevor von einem Austrocknen überhaupt die Rede sein kann.

Weil ich hier mit starken Vergrößerungen, meist mit Öl-Immersion, arbeiten mußte, hatte ich die im Wasser liegenden Klappen mit einem Deckgläschen zugedeckt; es konnten also jene Falten durch den Druck desselben entstanden sein. Um diesen auszuschalten, unterstützte ich das Deckgläschen und zwar am zweckmäßigsten durch Unterlegen zweier Deckgläschen. Es darf nämlich das Deckglas nur äußerst wenig über das Objekt gehoben werden, weil sich sonst starke Objektive wegen ihres geringen Objektabstandes nicht mehr verwenden lassen. Die Unterstützung durch Deckgläschen genügt völlig, da die Klappen von *Lilium Martagon* eine Dicke von ca. $^{1}/_{10}$ mm, die Gläschen eine solche von $^{1}/_{6}$ mm besitzen. Davon, daß die Objekte nicht gedrückt wurden, konnte ich mich außerdem durch ein einfaches Mittel überzeugen; ich schob das Deckglas auf den untergelegten Gläschen hin und her: bewegte sich hierbei die darunter liegende Klappe nicht, so bestand jedenfalls kein Kontakt zwischen Deckglas und Objekt.

Auch bei solchen Klappen, die sicher nicht vom Deckglas gedrückt waren und ganz in Wasser lagen, konnte ich nun mehrmals, freilich als seltene Ausnahmen, Falten von der beschriebenen Art beobachten. Wegen ihrer Seltenheit mußte ich die Klappen wiederholt genau absuchen, um die Falten überhaupt zu finden. Diese können hier nicht durch Kohäsion entstanden sein, da sie unabhängig von jedem Wasserverlust und vor ihm vorhanden sind. Sie sind jedenfalls auf Ungleichheiten in der Ausbildung der Fasern zurückzuführen.

Bei *Tulipa,* wo ich wegen der Mehrschichtigkeit intakte Klappen nicht untersuchen konnte, konstatierte ich an einer

stellenweise feinpräparierten trockenen Faserschicht, daß die vorhandenen Falten bei Wasserzusatz nicht zurückgingen.

c) Zusammmenfassung.

1. An den Radialwänden lassen sich sowohl bei Schnittpräparaten als auch bei intakten Klappen in der Trockenheit Falten der dünnen Membran beobachten. Diese Falten sind dadurch bedingt, daß die Falten der einzelnen Zellen ineinander übergreifen; die Fasern liegen immer im konkaven Teil der Biegung; zwischen ihnen verläuft die Membran gerade.

2. Die epidermalen Tangentialwände der Faserzellen zeigen keine Kohäsionsfalten.

3. Die unter 1. beschriebenen Falten sind seltene Ausnahmen.

4. Sie sind unabhängig von jedem Wasserverlust, also nicht durch Kohäsion entstanden, und beruhen auf einer abnormalen Ausbildung der betreffenden Fasern.

4. Kapitel. Über das Verhalten dünner Querschnitte.

a) Bisherige Beobachtungen.

Steinbrinck spricht wiederholt von einem auffallenden Verhalten dünner Querschnitte, welches er als Beweis für die Kohäsionstheorie anführt, so 1898, S. 101; 1899, S. 103f.; 1906, S. 722, wo er zwei Figuren beigibt; sie sind bei Schneider (1908, S. 52) kopiert. Es handelt sich um dünne Querschnitte, bei denen „recht viele der Griffzellen geöffnet sind“ (1909, S. 103, ebenda das folgende Zitat). Befinden sich die Schnitte in Öffnungsstellung und werden sie dann in Wasser gelegt, so schließen sie sich. Diese Schließung beruht aber nach Steinbrinck nicht auf Membranquellung, sondern „lediglich auf der Entspannung der Membranen, die durch das in den Faltenkomplex eindringende Wasser aus ihrem Starrezustand erlöst sind.“ Verdrängt man nämlich das Wasser durch Alkohol absol., so nimmt die Festigkeit des Schnittes ohne erhebliche Formänderung zu, und man kann dann die Schnitte auf der Nadel frei austrocknen lassen. „Sie ändern nun ihre Form um so weniger, je zarter sie sind, die Kontraktion erreicht auch nicht entfernt das gewöhnliche Maß, das man an ganzen Antheren wahrnimmt. Größere Querschnitte mit zahlreichen nicht geöffneten Griffzellen bleiben dagegen bei gleicher Behandlung in dieser Hinsicht hinter ganzen Klappen nicht zurück.“ — Biol. Centralblatt 1906, S. 723: „. . . beruhte die Austrocknungsbewegung der Antheren auf Membranschrumpfung, so wäre nicht einzusehen, warum ein dünner Schnitt sich anders verhalten sollte, als ein dickerer.“

Ich werde unten im Anschluß an Schneider darauf hinweisen, daß dieser letzte Satz Steinbrincks, auf welchen seine Argumentation eigentlich beruht, in dieser Allgemeinheit nicht richtig ist. Denn wenn die Zellen nicht mehr vollständig erhalten sind, so ist mit dem Wegfall eines Teiles ihrer Membranen auch die hykroskopische Wirksamkeit der Zellen beeinträchtigt.

Die bezüglichen Beobachtungen Steinbrincks stoßen bereits bei Brodtmann (1898) auf Widerspruch; er fand (S. 42) „bei ganz dünnen Schnitten von *Lilium peregrinum*, welche nur aus einer einzigen Zellschicht bestanden, deren Wände selbst hier und da verletzt und deren Fasern sogar mitunter teilweise angeschnitten waren, daß diese recht wohl imstande waren, eine Bewegung auszuführen, natürlich am stärksten bei den unverletzten Zellen." Die angeschnittenen Zellen bewegten sich auch, aber schwächer.

Eingehend befaßt sich Schneider (1908, S. 51ff.) mit den angeführten Angaben Steinbrincks. Er hält es für wahrscheinlich, daß der dünne Querschnitt, welchen Steinbrinck im Biol. Centralbl. abbildet, auf der Unterlage festgeklebt sei, da ja so dünne Schnitte unmöglich sich an der Nadel in der Luft horizontal halten können. Außerdem macht Schneider (S. 53) die prinzipiell wichtige Bemerkung: „Auf jeden Fall waren die Fasersysteme verstümmelt. Damit fällt aber einerseits ein Teil der Energie in jeder Zelle weg und anderseits tritt notwendig eine bedeutende Änderung des Zusammenwirkens der noch übrigen Energien in den zerschnittenen Fasersystemen ein. Dadurch kann die Überwindung des Reibungswiderstandes zur Unmöglichkeit werden oder es kann die veränderte Tendenz des Zusammenwirkens der verminderten Schrumpfungsenergien sogar eine Richtung annehmen, welche gar keine Ein- oder Zurückkrümmung der invaliden Klappenarme mehr anstrebt."

Nach seiner Angabe aus dem Jahre 1898 (S. 100) stellte Steinbrinck die dünnen Querschnitte her „aus freier Hand (ohne Kork- oder Holundermarkhülle)"; später berichtet er nicht mehr über die Herstellung der Schnitte. Schneider bemerkt deshalb in Rücksicht auf die von ihm kopierte Figur (S. 52): „Steinbrinck sagt nicht, ob er diesen Schnitt durch ein Mikrotom oder von freier Hand ohne Paraffineinbettung erhielt. Im ersten Falle ging der Schnitt durch Verhärtungsflüssigkeiten, wodurch der Versuch an Bedeutung viel verliert. Im zweiten Falle ist es mehr als wahrscheinlich, daß der feine Schnitt mit den durchschnittenen Zellen an verschiedenen Stellen beim Überführen auf den Objektträger auseinandergefallen ist und dort nur noch durch die Cuticula den Zusammenhang behielt, wie mich viele Erfahrungen lehren."

Gegen diese Kritik Schneiders erhebt Steinbrinck Einspruch (1909, S. 304): „Es ist ja bequem, wenn sich Schneider in seiner Dissertation . . hinsichtlich des Verhaltens der dünnen Antherenquerschnitte beim Austrocknen damit abfindet, eine von mir gegebene Zeichnung eines solchen mache ganz den Eindruck, daß der Schnitt am Objektträger argeklebt gewesen sei. Warum hat er denn die betreffenden Versuche, um sich ihrer zu vergewissern, nicht selbst wiederholt?" Auf die übrigen Ausführungen Schneiders geht Steinbrinck nicht ein.

b) Bemerkungen zu den bisherigen Beobachtungen.

Auf die „elastische Schwellung", welche Steinbrinck als Grund angibt für die Schließbewegung der trockenen Querschnitte in

Wasser sowie der Antheren überhaupt, habe ich keine Veranlassung, speziell einzugehen. Colling (S. 22f.) hat nachgewiesen, daß sie jedenfalls für solche Faserzellen abzulehnen ist, deren Fasern auf der Locularwand nicht miteinander verbunden sind, also für Ring- und U-Faserzellen; ebenso trifft sie für *Tulipa* nicht zu, wie dies Schneider (S. 73) nachweist auf Grund einer Reihe von Tatsachen, die ich nicht nur für *Tulipa*, sondern für alle von mir untersuchten isolierten Faserzellen bestätigen kann. Ich will nur darauf hinweisen, daß die Theorie von der elastischen Schwellung aufs engste mit der Kohäsionstheorie zusammenhängt und von Steinbrinck nicht direkt, sondern nur durch diese bewiesen wird. —

Bei der Beurteilung der Beweiskraft des Verhaltens dünner Querschnitte darf die Bemerkung Schneiders nicht, wie dies von Steinbrinck geschehen ist, ignoriert werden. Sind nämlich von einer Zelle Teile weggeschnitten, so ist in jedem Falle, ob nun Kohäsion oder Hygroskopizität die Ursache der Bewegung sei, auch ein Teil der sonst vorhandenen Energie ausgeschaltet. —

Die Methode, dünne Querschnitte mit nur angeschnittenen Zellen von Hand herzustellen, dürfte kaum zuverlässig sein. Um sich hierüber Klarheit zu verschaffen, ist vor allem festzustellen, wie dick ein Schnitt sein darf, wenn noch alle Zellen sicher angeschnitten sein sollen. Meine Messungen an isolierten Zellen ergaben als kleinste Breite derselben bei

	Im Wasser:	Trocken:
Tulipa Gesneriana	33 μ	22 μ
Lilium candidum	29 μ	17 μ
Lilium Martagon	23 μ	15 μ
Passiflora coerulea	18 μ	11 μ

Es dürfen demnach bei *Tulipa* die Schnitte nur 20 μ, bei den übrigen nur 10—15 μ dick sein, wenn man sie im Trockenzustande herstellt und sicher alle Zellen angeschnitten sein sollen. Von Hand, sogar, wie dies Steinbrinck angibt, ohne Holundermark, derartige Schnitte herzustellen, scheint mir ausgeschlossen; auch mit Hilfe eines Handmikrotoms gelang es mir nicht, zusammenhängende Schnitte von der erforderlichen Feinheit zu erhalten. So dünne Schnitte können sich auch nicht auf einer Nadelspitze frei in die Luft gestreckt halten, wenigstens nicht im nassen Zustand. Jene Schnitte, die bei Steinbrinck auf der Nadel die Klappen horizontal in die Luft streckten, waren entweder durch den Alkohol gehärtet, oder dann waren sie so dick, daß die Mehrzahl der Zellen unverletzt geblieben war. In beiden Fällen geht ihnen jede Beweiskraft ab.

c) Eigene Untersuchungen.

Da es mir nicht möglich war, Schnitte von der erforderlichen Dicke anders als mit dem Mikrotom herzustellen, verwandte ich zu meinen Versuchen Mikrotomschnitte. Es ist klar, daß ich hierbei darauf sehen mußte, die Wirkung der beim Einbetten angewandten Fixierungs-

und Härtungsflüssigkeiten wieder aufzuheben. Zu diesem Zwecke legte ich die Schnitte unmittelbar nach dem Schneiden in ein mit Xylol gefülltes Zylindergläschen, um das Paraffin aufzulösen. Es erwies sich als notwendig, das Xylol mindestens 24 Stunden einwirken zu lassen und es während dieser Zeit gelegentlich zu erneuern. Das Xylol ersetzte ich dann durch absoluten Alkohol, und auch dieser mußte zur völligen Verdrängung des Xylols längere Zeit, am besten einige Tage einwirken. Dagegen erwies es sich nicht als notwendig, den absoluten Alkohol sukzessive durch solchen von abnehmender Konzentration zu ersetzen, da die Schnitte, auch wenn sie aus absolutem Alkohol in Wasser gebracht wurden, ihre Beweglichkeit sofort zurückerhielten und die Klappen ausnahmslos momentan zusammenschlugen.

Durch dieses Verfahren erhielt ich Schnitte von der erforderlichen Feinheit, deren Zellteile ihre früheren Eigenschaften in bezug auf das Verhalten bei Wasserverlust vollständig zurückerlangt hatten. Bei Kontrollversuchen verhielten sich nämlich ganze, eingebettete und wieder herausgelöste Antheren bei Wasserverlust nicht anders als wie normale Kontrollantheren.

Daß sich derartig dünne Schnitte, ohne durch Alkohol gehärtet zu sein, frei auf einer Nadelspitze austrocknen lassen, ist ganz ausgeschlossen. Aus diesem Grunde bietet eine einwandfreie Ausführung der in Frage stehenden Versuche erhebliche Schwierigkeiten und gelingt erst mit einiger Übung, und auch dann nicht immer. Am geeignetsten fand ich folgende Methode. Ich ließ einen Schnitt in einem Wassertropfen auf dem Objektträger schwimmen und schob dann einen Deckglassplitter derart unter denselben, daß die Klappen des einen Faches mit dem angrenzenden Teil des Konnektivs auf den Splitter zu liegen kamen, während die andern Teile des Schnittes über die Unterlage herausragten. Mit Filtrierpapier entfernte ich dann das Wasser bis auf einen kleinen Rest und ließ diesen darauf verdunsten, indem ich gleichzeitig das Präparat unter dem Mikroskop beobachtete und die freien Teile, sobald sie sich auf den Objektträger legen wollten, durch vorsichtiges Unterlegen der Nadelspitze daran hinderte. Die Nadel mußte vollkommen trocken sein, weil die Klappenarme sonst an der Nadel klebten. Daß hierbei alle Zellen angeschnitten waren, habe ich jeweilen vorher durch Beobachtung im Mikroskop konstatiert.

Auf diese Weise konnte ich eine Öffnungsbewegung der Schnitte beobachten, aber nur, wenn sich parallel der Schnittfläche Membranen in größerer Anzahl noch vorfanden. Waren diesen Membranen zum größten Teil weggeschnitten, so zeigte der Schnitt nur geringe oder gar keine Bewegung; anderseits öffneten sich Schnitte, denen keine solche Membranen fehlten, durchaus normal. Dieses Verhalten ist ohne weiteres verständlich, wenn man Hygroskopizität als Öffnungsursache annimmt; sind nämlich die Membranen parallel zur Schnittfläche, welche auch die Beobachtungsfläche ist, weggeschnitten, so wirkt die hygroskopische Verkürzung nur senkrecht hierzu und diese Wirkung muß sich demnach der Wahrnehmung entziehen. —

Übrigens ergab sich bei den im 1. Kapitel beschriebenen Versuchen mit isolierten Zellen, daß verletzte Zellen und Zellreste sich nicht weniger kontrahieren als unverletzte Zellen, und es ist nicht einzusehen, weshalb sich dies im Zellverbande anders verhalten sollte.

d) Zusammenfassung.

1. Querschnitte, bei denen sicher alle Faserzellen angeschnitten sein sollen, dürfen bei Antheren mit großen Faserzellen höchstens 20 μ dick sein; sie sind wohl kaum anders, als mit Hilfe des Mikrotoms zu erhalten.

2. Der Umstand, daß dünne Querschnitte mit nur angeschnittenen Zellen beim Austrocknen sich nicht öffnen, beweist nicht ohne weiteres das Vorliegen eines Kohäsionsmechanismus; denn mit der Entfernung eines Teils der Zellwände ist auch ein Teil der hygroskopischen Kraft eliminiert.

3. Am extremsten ist dieser letzte Fall verwirklicht, wenn an Querschnitten die Membranen parallel zur Schnittfläche größtenteils weggeschnitten sind; solche Querschnitte bewegen sich beim Austrocknen wenig oder gar nicht.

4. Sind in einem Querschnitt, der nur angeschnittene Zellen enthält, Membranen parallel zur Schnittrichtung in genügender Anzahl vorhanden, so erfolgt beim Austrocknen eine Öffnungsbewegung, welche umso energischer ist, je mehr derartige Membranen im Schnitt noch vorhanden sind.

5. Kapitel. Ausschaltung der Kohäsion durch Unterbrechung des Schliessprozesses.

Es handelt sich bei diesen Versuchen um trockene, geöffnete Antheren, deren Schließung unterbrochen wurde, bevor die Zellen sich mit flüssigem Wasser füllten; so konnte bei ihrem erneuten Austrocknen die Kohäsion nicht wirksam sein. Es läßt sich dies wenigstens annähernd nach 2 Methoden erreichen. Man kann trockene Antheren in Wasser legen, sie aber nur solange darin lassen, bis sie sich eben ausgedehnt und geschlossen haben, worauf sie herausgenommen werden. Es ist zweckmäßig, das außen anhaftende Wasser sofort mit Filtrierpapier zu entfernen, damit es nicht nachträglich in die Lumina eindringen kann. Dieser Vorgang dauert ca. 15 Minuten. — Die andere Methode besteht darin, daß man trockene Antheren im feuchten Raum sich schließen läßt und den Prozeß unterbricht, bevor die Lumina sich mit Flüssigkeit gefüllt haben.

Die erste Methode hat Steinbrinck wiederholt zum Nachweis des Kohäsionsmechanismus angewandt, jedoch nicht bei Antheren,[1]) sondern bei Selaginella-Sporangien (1902, S. 123), Moosblättern (1903, Flora, S. 127), bei Blättern von *Triticum junceum* und *Ammophila arenaria* (1908, S. 406); an der zuletzt genannten Stelle

[1]) Nur 1909, S. 5 und 9, spricht St. von solchen Versuchen mit Antheren; doch hat er diese dann nach der Vakuummethode behandelt. Diese Versuche sollen im folgenden Kapitel zur Sprache kommen.

beschreibt er seine Methode genauer. „Wenn die getrockneten Röllchen (von Dünengräsern) bei Wasseraufnahme ihrer Membranen sich entfaltet haben, so enthalten anfänglich ihre Zellen im Innern neben dem rasch eindringenden Wasser zum Teil noch Gasblasen. Läßt man sie sofort nach dem Entfalten schnell wieder austrocknen, so kann sich die Kohäsionskontraktion nicht in ganz demselben Maße wieder geltend machen, wie vorher. Wiederholt man dieses Verfahren mehrmals hintereinander, so wird die Kohäsionswirkung immer mehr eingeschränkt. Zur Abkürzung bringt man nach mehrmaliger Erneuerung dieser Prozedur die feuchten Gewebe zwischen 2 Blätter Löschkarton und belastet das Ganze mit einem Briefbeschwerer oder bequemer mit einem Fuße des Mikroskopstativs, bis sie trocken sind."

Das im letzten Satze beschriebene Vorgehen halte ich für nicht zweckmäßig; es dürfte hier gerade eine Fehlerquelle liegen, da ja die Objekte durch den Druck in ihren Bewegungen gehindert

Tabelle 24.

	Zahl der untersucht. Antheren	Trockene Länge in mm	In Wasser	Trocken	In Wasser	Trocken	In Wasser	Trocken	In Wasser	Trocke
			15 Min.	16 St.	15 Min.	8 St.	15 Min.	12 St.	15 Min.	24 St
Tulipa Gesneriana	6	11	16—17	9—10½	15½16½	9—10	15—16	9½—10	15—16	9—1
Lilium candidum	10	9	18—20	8—9	17—19	7—8	17—18	7½—8½	17—19	7—8
L. Martagon	10	8	13—14	7—8	13	7	12—13	7—8	12—13	7½—
L. bulbiferum	10	7	11—12	6½—7	10—11	6—7	11—12	6—7	11—12	6½—
Hemerocallis flava	10	4	6—7	3½—4	6—7	3—3½	6—7	3—3½	6—7	3½
Clivia miniata	10	4½	7	4	7	4	7	4	7	4
Fritillaria meleagris	5	3½—4	7—8	4—4½	7—8	4—4½	7—8	4—4½	7—8	4—4

werden. Ich ließ darum bei meinen Versuchen, die ich im übrigen nach obiger Angabe Steinbrincks ausführte, die Antheren ganz frei auf Filtrierpapier bei Zimmertemperatur austrocknen. — Außerdem suchte ich nach Möglichkeit den tatsächlichen Luftgehalt der Antheren während dieser Versuche zu kontrollieren. Zu diesem Zwecke untersuchte ich einige Versuchsobjekte unter Öl nach der im 2. Kapitel angegebenen Methode. Außer den Antheren hatte ich noch gleichzeitig Sporangien von *Equisetum* derselben Behandlung unterworfen; sie besitzen eine einschichtige Schraubenzellwand, deren Lumina sich leicht auch ohne Öl auf Luftgehalt prüfen lassen. Es ist anzunehmen, daß die Antheren sich nicht schneller mit Wasser füllen, als die Sporangiumwände, daß also auch jene noch mit Luft gefüllt sind, wenn das bei diesen der Fall ist. — Nach beiden Methoden konstatierte ich, daß bei der Entnahme aus dem Wasser sofort nach der Streckung nur höchstens 10% der Zellen mit Flüssigkeit gefüllt waren und daß der übrige Teil der Klappe noch mit Luft gefüllt war.

Ich experimentierte mit 7 verschiedenen Antheren, und zwar viermal unmittelbar hintereinander, ohne ein wesentlich verschiedenes Resultat zu erhalten. Die Versuche sind in vorstehender Tabelle 24

zusammengefaßt, welche die Länge der Antheren in mm angibt. Die Verkürzung der Antheren war immer mit vollständiger Öffnung verbunden und blieb, wie aus der Tabelle zu ersehen ist, hinter der normalen Verkürzung nicht zurück.

Die zweite angegebene Methode, welche auf Schließung der Objekte in der feuchten Kammer beruht, hat Ursprung (1903) für den *Aneimia*-Annulus (S. 639) und für das *Psilotum*-Sporangium (S. 663) benützt. Bei Antheren hat Haberlandt dieses Verfahren angewandt; er schreibt (Anatom. Pflanzenphysiologie 1909, S. 505f) in bezug auf Querschnitte, die sich in der feuchten Kammer auf dem Objektträger geschlossen hatten: „Entfernt man die feuchte Kammer vom Objektträger, so beginnt in der trockenen Luft sehr bald die Auswärtskrümmung, d. i. die Öffnungsbewegung der Klappen. Allerdings schreitet diese Bewegung nicht bis zur vollständigen Auswärtskrümmung bezw. Geradstreckung der Klappen vor. Wie aus der dauernd schwarzen Färbung der Klappenquerschnitte hervorgeht, sind sämtliche Zellen bei der Ein- und Auswärtskrümmung mit Luft gefüllt. An der rein hygroskopischen Natur der partiellen Öffnungsbewegung ist also nicht zu zweifeln."

Wiederholung der Versuche Haberlandts ergab mir dasselbe Resultat; außerdem ließ ich auch ganze Antheren auf einer Nadel aufgesteckt in der feuchten Kammer sich ausdehnen und schließen. Dieser Schließprozeß dauert mindestens 24 Stunden und wird durch Wärme begünstigt. Er ging z. B. schneller vor sich, wenn ich die feuchten Kammern in der Nähe des Ofens aufstellte. Auch hier untersuchte ich den Luftgehalt der Antheren direkt und durch Prüfung von gleich behandelten *Equisetum*-Sporangien; die Luft war nur in höchstens 10% der Zellen durch flüssigen Inhalt ersetzt. Die Versuche wiederholte ich viermal unmittelbar nacheinander; die Resultate sind in der folgenden Tabelle 25 zusammengestellt, wieder durch Angabe der Länge der Antheren in mm; die Verkürzung ist auch hier mit normaler Öffnung verbunden.

Tabelle 25.

	Zahl der untersucht. Antheren	Trocken, Länge in mm	In feuchter Kammer	Trocken	In feuchter Kammer	Trocken	In feuchter Kammer	Trocken	In feuchter Kammer	Trocken
			24 St.	10 St.	24 St.	20 St.	24 St.	10 St.	24 St.	10 St.
pa Gesneriana	14	10	15—16	10—11	15—16	$10\text{-}10\frac{1}{2}$	15—16	$10\text{-}10\frac{1}{2}$	15—16	10—11
um candidum	18	9—10	14—15	$9—9^{1}/_{2}$	14—15	9—10	14—15	9—10	14—15	$9—9^{1}/_{2}$
Martagon	7	8	12—13	8—9	12—13	$8—8^{1}/_{2}$	12—13	8—9	12—13	$8—8^{1}/_{2}$
ulbiferum	7	7	11—12	7—8	11—12	7—8	11—12	$7—7^{1}/_{2}$	11—12	$7—7^{1}/_{2}$

Aus den Tabellen 24 und 25 ergibt sich übereinstimmend, daß die Öffnung und Verkürzung der Antheren auch dann erfolgt, wenn ihre Zellen vorher nicht mit Flüssigkeit gefüllt waren und somit die Kohäsion nicht wirken konnte.

Über die Beweiskraft dieser Versuche sagt Hannig (S. 217) unter Bezugnahme auf die von Haberlandt ausgeführten: „Zweifellos liegen hier hygroskopische Bewegungen vor. Trotzdem können diese in keiner Weise Anlaß zu irgendwelchen Einwänden gegen die Erklärung des Mechanismus der Antherenöffnung in natura geben, denn bei dieser sind die Faserzellen stets mit Wasser gefüllt. Der natürliche Vorgang der Antherenöffnung und die von Haberlandt erwähnten hygroskopischen Erscheinungen sind also zwei Vorgänge, die sich gegenseitig ausschließen und nur zeitlich aufeinander folgen können.“

Wie es sich mit der Luftfüllung während des Öffnungsvorgangs verhält, habe ich im 3. Kapitel eingehend erörtert und kann nach den dort erhaltenen Resultaten die Berechtigung obiger Argumentation Hannigs, soweit sie sich auf den Flüssigkeitsgehalt der Antheren stützt, nicht anerkennen.

Anderseits aber ist klar, daß die in diesem Kapitel besprochenen Versuche nur beweisen, daß das Öffnen ohne Kohäsion erfolgen kann, nicht aber, daß die Antheren sich in natura hygroskopisch öffnen.

6. Kapitel. Die „Vakuummethode“ Steinbrincks.

a) Bisherige Anwendung und Resultate.

Die Vakuummethode Steinbrincks wurde im Prinzip schon in der Einleitung erklärt; daselbst ist auch die Literatur angegeben. Zur Ergänzung diene das Folgende.

Bei der Auswahl des Versuchsmaterials verwandte Steinbrinck besondere Sorgfalt darauf, vollreife, aber noch nicht geöffnete Antheren zu erhalten; seine Objekte waren (1900, S. 222, Anm. 1): „nur solchen Blüten entnommen, deren Antheren großenteils schon aufgesprungen waren und, der Sicherheit halber, sogar nur solchen Staubfadenkreisen, deren Dreizahl — es handelt sich um *Fritillaria imperialis* — bereits eine oder zwei vollgeöffnete Antheren aufwies.“ Bis 1909 verwendet Steinbrinck ausschließlich solche Antheren, da er vergleichende Versuche mit alten Antheren nicht für notwendig hält. „Die Natur der Zellmembranen kann doch bloß durch das einmalige erste Austrocknen nicht so geändert werden, daß ihre Schrumpfungsfähigkeit plötzlich auf etwa das Zehnfache steigt. Was wir von dem Schrumpfungsmaß der Membranen in den frischen Antheren gefunden haben, gilt doch auch noch für die Substanz der trockenen“ (1909, S. 7). Trotzdem gab der „Versuch mit älteren Antheren, die zuerst mit Wasser durchtränkt und dann in den Alkohol eingetragen sind, nicht dieselben glatten Resultate. Die Deformation dieser Staubbeutel ist vielmehr eine erheblich größere. Dies ist aber zum großen Teil darauf zurückzuführen, daß bei den frischen, geschlossenen Antheren noch der Widerstand vorhanden ist, den das Nahtgewebe gegen das Zerreißen und somit auch gegen das Zustandekommen der Schrumpfelung bildet . . . Diese Hemmung ist zwar nicht groß genug, um die Kohäsionswirkung des Zell-

saftes unter den gewöhnlichen Verhältnissen der Natur zu verhindern, aber immerhin so beträchtlich, daß er bei den beschriebenen Versuchen die Kohäsionsleistung des Alkohols aufhebt“ (a. a. O.). — Bessere Resultate hat Steinbrinck mit alten Antheren erhalten, die er nur 3—5 Minuten in Wasser gelassen und dann sofort „an den großen mit der Quecksilberluftpumpe evakuierten Raum angeschlossen“ hatte, hierdurch waren „die Membranen zwar hinreichend imbibiert, die Lumina aber noch nicht ganz mit Wasser wieder erfüllt“. Im Vakuum trockneten die Antheren rasch aus, „ohne die natürliche Trockenform wieder anzunehmen. Sie bewahrten vielmehr . . . die ursprüngliche Gestalt und annähernd dieselbe Länge. Ihre Fächer blieben also geschlossen, soweit sie es vorher im feuchten Zustande waren. Von einer Auswärtskrümmung ihrer Klappen war nichts wahrzunehmen“ (S. 9). —

In seinen Mitteilungen läßt Steinbrinck genaue Zeitangaben über die Dauer seiner Versuche vermissen. Er spricht nur von einer „reißend schnellen“ (1899, S. 105), „rapiden“ (1900, S. 222) Verdunstung des Alkohols, ohne die Zeit in Minuten oder Sekunden anzugeben. — 1909, S. 6, bemerkt Steinbrinck bezüglich der Dauer seiner Versuche: „Der Sicherheit halber habe ich meine meisten Versuchsobjekte einen ganzen Tag lang in Verbindung mit der Quecksilberluftpumpe belassen.“ Die Versuche scheinen demnach ziemlich lang gedauert zu haben, und es ist der Aufschluß nicht überflüssig, woraus Steinbrinck die Tatsache der „rapiden“ Alkoholverdunstung ableitet. Versteht er darunter das „kreideweiße“ Aussehen der Antheren, so kann ich aus meinen später zu besprechenden Versuchen die Beobachtung hier anführen, daß dieses kreideweiße Aussehen, welches bei den Versuchen sehr auffällig ist und das Entweichen der Flüssigkeit aus dem Innern mit Sicherheit erkennen läßt, durchaus nicht momentan, sondern nur nach und nach auftritt und zwar erst etwa 10—15 Minuten, nachdem die Antheren dem Vakuum ausgesetzt wurden. Die „Rapidität“ der Alkoholverdunstung aus dem Zellinnern dürfte demnach bei den Versuchen Steinbrincks cum grano salis zu nehmen sein. —

Die Beweiskraft dieser Versuche hält Steinbrinck für absolut, und es ist befremdend, daß von keinem der Gegner Steinbrincks diese Methode angegriffen oder auch nur erwähnt wurde; anderseits wird sie aber auch von Hannig völlig übergangen. — Besonders energisch betont Steinbrinck die Beweiskraft seiner Versuche gegenüber Schneider (1909, S. 2): „. . . ich behaupte, daß das Resultat dieses einzigen Versuches seine Schlüsse über den Haufen geworfen haben . . . würde.“ — (S. 5): „Ich fordere meinen Herrn Opponenten auf, endlich einmal auf diese Argumentation zu antworten.“ — Hierauf berichtet Schneider (S. 201), daß er zur Zeit mit der Nachprüfung der Vakuumversuche beschäftigt sei; bis jetzt ist aber eine Veröffentlichung seiner Resultate noch nicht zu meiner Kenntnis gelangt. Er sagt a. a. O. nur, sie seien interessant und haben ihren Wert für sich; „sie bilden dagegen keine Widerlegung der Ergebnisse der kohäsiven

und hygroskopischen Schrumpfung, . . . deren Verlauf (an Querschnitten und isolierten Zellen) mit dem Mikroskop irrtumsfrei festgestellt werden kann."

Nach dem Vorgange Steinbrincks verwandte Schmidt (1911, S. 485) die Vakuummethode bei seinen Untersuchungen über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter, den er bereits im vorhergehenden als Kohäsionsmechanismus festgestellt hatte. Der Erfolg war „so ungleichmäßig, daß eine Schlußfolgerung aus den Beobachtungen nicht gezogen werden kann. In allen Fällen trat eine deutliche Einrollung ein. Die Ursache wird vermutlich darin liegen, daß in den immerhin mehrere Zellagen starken Geweben sich eine Kohäsionswirkung wohl entfalten konnte, da der Alkohol nicht so plötzlich daraus entwich."

b) Bemerkungen zu dieser Methode.

Im folgenden handelt es sich um eine Prüfung der Beweiskraft der von Steinbrinck beobachteten Tatsachen für die Kohäsionstheorie. Zu diesem Zwecke sind folgende 2 Vorfragen zu untersuchen:

1. Ist die Schrumpfungsfähigkeit der Membran bei den Versuchen tatsächlich nicht beeinträchtigt worden? Bei dieser Frage sind besonders die etwaigen Veränderungen der Membran durch die Alkoholbehandlung in Betracht zu ziehen.

2. Wird durch schnelles Verdunsten einer Flüssigkeit ihre Kohäsionswirkung aufgehoben? Deshalb, weil eine Kraft nur kurze Zeit wirken kann, ist doch ein Effekt derselben nicht a priori ausgeschlossen.

Ad 1. Steinbrinck hat diese Frage wiederholt untersucht und ist dabei im Gegensatz zu Pfeffer (Pflanzenphysiologie, I. Bd., 1897, S. 61) durch Versuche mit isolierten Lamellen eines Laubmoosperistoms zum Ergebnis gelangt (1900, S. 223), daß „eine Beeinträchtigung der Quellungsfähigkeit der Membranen durch Alkohol" nicht vorliegt. Für Antheren erhielt Steinbrinck (1909, S. 5) dasselbe Resultat.

Auch mir scheint diese Möglichkeit nicht nahe zu liegen. Bei meinen im folgenden Kapitel zu besprechenden Versuchen über das Verhalten isolierter Faserzellen in Alkohol kontrahierten sich die Zellen nach der Alkoholbehandlung immer normal. Doch dauerte hierbei die Einwirkung des Alkohols nur wenige Minuten und es geben deshalb die Versuche keinen sicheren Aufschluß über eine eventuelle Veränderung der Hygroskopizität von Membranen bei längerem (hier mindestens 24stündigem) Einwirken von Alkohol. Es wird deshalb auf diese Frage bei den folgenden Versuchen Rücksicht genommen werden müssen.

Ad 2. Hierüber liegen keine Experimente von Seite Steinbrincks vor.

Zunächst muß auffallen, daß Steinbrinck bei seinen Vakuumversuchen mit alten Antheren nicht „so glatte" Resultate erhielt, wie mit frischen, die sich vorher noch nie geöffnet hatten; er sieht den Widerstand der Naht gegen das Zerreißen als Ursache dieses Verhaltens an. Nun ist jedenfalls dieser Widerstand bei

vollreifen Antheren nicht sehr groß; der geringste mechanische Eingriff bringt vielmehr, wie Hannig (S. 186) bemerkt, die Naht zum Aufreißen. 1909, S. 4, berichtet Steinbrinck von frischen *Tulipa*-Antheren, die sich im Vakuum nicht verkürzt hatten: „Nur an der Naht entstand bei ihnen ein schmaler Riß.“ Hierdurch dürfte doch der Widerstand der Naht außer Frage gefallen sein.

Auffällig ist ferner, daß Steinbrinck selbst Versuche anführt, bei denen der flüssige Inhalt der Faserzellen noch schneller verdunstete, als dies bei den Vakuumversuchen möglich ist, und wo trotzdem Öffnung und Verkürzung der Antheren eintrat. Er schreibt 1900 (S. 394): Wassergesättigte *Fritillaria*-Antheren kontrahierten sich „in nicht geringerem Maße wie bei gewöhnlicher Temperatur, als ich von 60°, 70°, 90° im Wasserbade zu 180°, 200°, 230°, 255° im Luftbade aufstieg“, ebenso in einer direkt über der Gasflamme erhitzten Silberschale und auf rotglühendem Platinblech. „Allerdings erhielt ich trockene Antheren von der doppelten Länge der natürlichen, als ich sie wassergesättigt auf einen Objektträger legte, der durch eine Spiritusflamme erhitzt war, und die scharfe Erhitzung fortsetzte.“

Auf diesen letzten Fall ist ein Eingehen deshalb unmöglich, weil er zu wenig genau beschrieben ist; es fehlen vor allem Angaben, ob das Ankleben am Objektträger verhindert wurde und ob die doppelte Länge sich dauernd erhielt. Die erst genannten Beobachtungen sprechen aber, freilich nur vom Standpunkt Steinbrincks aus, gegen die Annahme, daß Kohäsion bei schnellem Verdunsten nicht wirken könne. Denn auf rotglühendem Platinblech dürfte Wasser doch mit bedeutender Schnelligkeit verdunsten und trotzdem sind die Antheren „geschrumpfelt“ (Stbk., a. a. O.). Steinbrinck ist diese Schwierigkeit nicht entgangen, er sagt (a. a. O.): „Offenbar spielt bei diesen Ergebnissen nicht bloß der hemmende Zug der Membranen, sondern weit mehr noch das geringe Wärmeleitungsvermögen der Flüssigkeiten eine Rolle. Infolgedessen gelangten diese kaum oder nicht entfernt auf die Temperatur des umgebenden Raumes. Eine allzu plötzliche Dampfbildung, welche die Continuität des Systems hätte aufheben können, wurde daher vermieden. In andern Fällen scheint aber durch erhöhte Temperatur oder sonstige Umstände momentan eine so reichliche Dampfbildung hervorgerufen zu werden, daß die Schrumpfung gänzlich unterbleibt oder doch stark herabgesetzt wird.“

Diesem Erklärungsversuch zufolge war also in der Silberschale und auf dem rotglühenden Platinblech die Dampfbildung nicht so plötzlich, wie auf dem über einer Spiritusflamme erhitzten Objektträger, da ja die Antheren auf diesem „schrumpfelten“, auf jenen aber nicht; der Grund für dieses Verhalten sind „erhöhte Temperatur oder sonstige Umstände“. Was Steinbrinck unter „sonstigen Umständen“ versteht, weiß ich nicht, möglicherweise das von ihm vorher erwähnte „geringe Wärmeleitungsvermögen der Flüssigkeiten“. Hierdurch kann aber das abweichende Verhalten in beiden Fällen nicht verursacht sein, weil die verwandte Flüssigkeit immer dieselbe war. Anderseits spielt erhöhte Tempe-

ratur hier keine Rolle; denn dann müßte ja die Temperatur des über Spiritus erhitzten Glases höher sein, als die des rotglühenden Platinblechs.

Ich habe ebenfalls Versuche angestellt, bei denen ich heiße Luft zum Entwässern verwandte. Ich experimentierte mit Antheren von *Lilium candidum,* die seit ca. $^3/_4$ Jahren trocken und sämtlich 9 mm lang waren, und legte sie mindestens 24 Stunden ins Wasser; sie waren nachher $20^1/_2$—23 mm lang. Hierauf setzte ich sie im Heißluftschrank einer Temperatur von 170—180° aus; in nicht ganz 2 Minuten hatten sie sich geöffnet und auf ihre ursprüngliche Länge verkürzt. Andere ebenso mit Wasser behandelte Antheren legte ich 5 Stunden in Alkohol; ihre Länge war nachher 19 mm; in heißer Luft (175°) brauchten sie zur totalen Öffnung und Verkürzung nur 30 Sekunden, also noch weniger als die mit Wasser behandelten Antheren. Nach Steinbrinck wäre in diesem Falle die Dampfbildung nicht „momentan" gewesen, da ja die Öffnung und Verkürzung nicht unterblieb. Ich glaube nun aber doch dem Worte „momentan" keine Gewalt anzutun, wenn ich die Dampfbildung in dem 30 Sekunden-Experiment als momentan bezeichne; denn sie hat hier sicher nicht einmal 10 Sekunden in Anspruch genommen. Ich beobachtete nämlich die Antheren von 10 zu 10 Sekunden, indem ich die Türe des Heißluftschrankes öffnete, und sah, daß die Antheren zwischen dem 1. und 2. Öffnen nicht nur ganz weiß geworden waren, sondern sich bereits beträchtlich verkürzt hatten.

Damit fällt die Berechtigung der Schlüsse, welche Steinbrinck aus dem Ausfall seiner Vakuumversuche zieht, dahin; denn gerade wenn man mit Steinbrinck die Kohäsion als Öffnungsursache ansieht, muß man nach den Heißluftversuchen annehmen, daß die Kohäsion auch bei rapidem Verdunsten des Füllwassers wirksam ist. Die Beobachtungen Steinbrincks sind aber nichtsdestoweniger frappierend und da ich die Erklärung, welche Steinbrinck für sie gibt, aus den angeführten Gründen ablehnen muß, sind diese Versuche erst recht erklärungsbedürftig geworden.

c) Eigene Untersuchungen.

Zunächst wiederholte ich die Versuche Steinbrincks, um aus eigener Anschauung die Resultate kennen zu lernen. Bei der Ausführung hielt ich mich genau an die hier folgenden Angaben Steinbrincks (1906, S. 6): „Als Behälter für den auszutrocknenden Staubbeutel kann eine gewöhnliche Glasröhre dienen, die an einem Ende durch Druckschlauch mit der evakuierten Quecksilberluftpumpe verbunden und am andern zugeschmolzen ist. Steht eine solche Pumpe nicht zur Verfügung, so kann man auch wohl mit einer Wasserluftpumpe auskommen. Es ist wichtig, daß der Alkohol möglichst entwässert ist. Ich habe jedoch nicht nötig gehabt, ihm das Wasser durch Natrium zu entziehen. Es genügte der Zusatz einer reichen Menge frisch entwässerten Kupfervitriols. Die Antheren verweilten darin vor dem Versuche etwa 24 Stunden, und zwar in einem beträchtlichen Alkoholquantum."

Mit Hilfe der von mir gebrauchten Wasserluftpumpe konnte ich eine ständige Luftverdünnung auf 20 mm Hg, manchmal noch auf einen etwas geringeren Druck erzielen; der Rezipient faßte ca. 6 l. Die Glasröhren, die zur Aufnahme der Antheren dienten, waren etwa 5 cm lang und hatten ca. 4 mm lichte Weite. Während des Versuches beobachtete und maß ich die Antheren in bestimmten Zeitabständen (von 5 zu 5 bezw. von 10 zu 10 Minuten), ohne sie aus dem Röhrchen herauszunehmen oder ihre Verbindung mit dem Rezipienten zu unterbrechen.

Von den Angaben Steinbrincks bin ich nur in bezug auf die Dauer der Versuche abgewichen, da ich aus den eben angegebenen Gründen tagelang dauernde Versuche für nicht beweiskräftig halte. Ich habe aber nie einen Versuch abgebrochen, wenn nicht mindestens eine Viertelstunde seit dem Zeitpunkt verstrichen war, wo die Verdunstung des flüssigen Zellinhaltes infolge des kreideweißen Aussehens der Antheren unzweifelhaft feststand. Ich ließ dann die Objekte noch stundenlang in Zimmertemperatur nachtrocknen; eine weitere Verkürzung trat nur in wenigen Fällen ein, war nie bedeutend (mit Ausnahme von speziell zu besprechenden Fällen) und sicher rein hygroskopisch, weil ja die Lumina keine Flüssigkeit mehr enthielten.

Bei meinen ersten Versuchen mußte ich aus Mangel an frischem Material alte Antheren verwenden, die ich seit etwa 9 Monaten trocken aufbewahrt hatte. Das Ergebnis dieser Versuche zeigt folgende Tabelle, in welcher die jeweilige Länge der betr. Antheren in mm angegeben ist. Schon in den ersten 5—10 Minuten hatten sich die Antheren vollständig geöffnet.

Tabelle 26.

	Zahl der untersucht. Antheren	Trocken	In Wasser	In Alk. abs.	Im Vakuum (15—20 mm Hg)				
		9 Mon.	3 St.	24—48 St.	5 Min.	10 Min.	15 Min.	20 Min.	25 Min.
[Tu]lipa Gesneriana	5	$9^1/_2$—10	17	15	14—15	$11\frac{1}{2}$—$13\frac{1}{2}$	10—$11^1/_2$	9—10	—
idem	8	11	17—18	16—18	$15^1/_2$—18	13—$15^1/_2$	12—$13^1/_2$	11—12	—
[Iri]s germanica	10	12	$15^1/_2$	14—15	14—15	13—14	$12^1/_2$—13	12—$12^1/_2$	—
[He]merocallis flava	10	4	$6^1/_2$	$6^1/_2$	$4^1/_2$—5	4	—	—	—
[Lil]ium Martagon	10	7	$13^1/_2$-14	$11^1/_2$-13	11—12	9—$10^1/_2$	$7^1/_2$—8	7—$7^1/_2$	—
[Lil]ium candidum	10	9	17—19	16-$18^1/_2$	15—$18^1/_2$	13—16	$9^1/_2$—13	8—$10^1/_2$	8—$9^1/_2$
[Da]tura stramonium	6	13	$15^1/_2$	15-$15^1/_2$	14—15	$13^1/_2$—14	13—14	13—$13^1/_2$	—

Diese Zahlen sind selbst dann auffallend, wenn man nach dem Berichte Steinbrincks (1909, S. 6) bei alten Antheren nicht so glatte Resultate erwartet, wie bei frischen. In allen Fällen schlugen die Klappen normal zurück und nur bei 14 von den untersuchten 59 Antheren blieb die Verkürzung um höchstens 1 mm hinter der ursprünglichen Trockenlänge zurück: bei *Lilium candidum* verkürzten sich einige Antheren in Vakuum sogar noch stärker als in den vorausgegangenen 9 Monaten. Dies alles in

einer Zeit von höchstens 25 Minuten. Sehr zu betonen ist hierbei der Umstand, daß die Antheren im Vakuum nie eine meßbare Verkürzung aufwiesen, bevor sie kreideweiß geworden waren; die Öffnungsbewegung begann etwas früher. Die Kohäsion wurde also hier bereits vor dem völligen Zurückgehen der Klappen ausgeschaltet und war bei der nachfolgenden Verkürzung gänzlich unbeteiligt.

Anderseits ergaben Versuche mit frischen Antheren genau das von Steinbrinck beschriebene Resultat. Die Versuchsdauer war 50 Minuten, also mindestens doppelt so lang wie bei den Versuchen mit alten Antheren, und doch trat keine Öffnung ein und war eine Verkürzung entweder gar nicht zu konstatieren oder betrug dann höchstens 1 mm. Die Zahlen finden sich in der folgenden

Tabelle 27.

	Zahl der untersucht. Antheren	In der Blüte Länge in mm	In Alk. absol.	Im Vakuum (15—20 mm Hg)					Troc[h]
			1—10 Tage	10 Min.	20 Min.	30 Min.	40 Min.	50 Min.	24 S
1. *Tulipa Gesneriana*	6	$16\frac{1}{2}$-$17\frac{1}{2}$	16—17	16—17	16—17	16—17	16—17	16—17	16–
2. *Crocus vernus*	10	14—15	14—15	14—15	14—15	14—15	14—15	14—15	14–
3. *Clivia miniata*	10	$6\frac{1}{2}$—$7\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{2}$—$7\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{2}$—$7\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{2}$—$7\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{2}$—$7\frac{1}{2}$	6—7	6—7	6–
4. *Camp. persicifol.*	10	9—11	9—11	9—11	9—11	9—11	9—11	9—11	9–1
5. *Iris germanica*	10	16	15—16	15—16	15—16	15—16	15—16	15—16	15–
6. *Iris pseudacorus*	10	11—12	11—12	11—12	11—12	11—12	11—12	11—12	11–
7. *Hemeroc. flava*	10	7—8	7—8	7—8	7—8	7—8	7—8	7—8	7–
8. *Lilium Martagon*	10	12	12	12	$11\frac{1}{2}$—12	$11\frac{1}{2}$—12	$11\frac{1}{2}$—12	$11\frac{1}{2}$—12	$11\frac{1}{2}$–
9. *Lil. bulbiferum*	10	11—12	11—12	11—12	11—12	11—12	11—12	11—12	11–
10. *Lilium candidum*	10	22—23	22—23	22—23	21—23	21—22	21—22	21—22	21–

Der Unterschied des Verhaltens frischer und alter Antheren, wie es sich aus den beiden Tabellen ergibt, ist sehr auffallend. Auf den Widerstand der Naht bei frischen Antheren kann er nicht zurückgeführt werden; denn bei manchen frischen Antheren war im Gegensatz zu andern die Naht bei Beginn der Versuche bereits geöffnet, und doch zeigten sie so wenig wie die andern eine nennenswerte Verkürzung. Außerdem riß gelegentlich, wie dies auch Steinbrinck angibt, die Naht während des Versuches, ohne daß sich deshalb das Resultat geändert hätte. Die Erklärung Steinbrincks auf Grund der Kohäsionstheorie wurde bereits ausgeschlossen; ebenso kommt die Lebenstätigkeit außer Frage, weil ja die frischen Antheren durch den Alkohol getötet wurden.

Als wesentlicher Unterschied zwischen frischen und alten Antheren kommt für die Erklärung ihres verschiedenen Verhaltens der Umstand in Betracht, daß die frischen Antheren prall mit Pollen gefüllt waren, die alten aber keinen Pollen mehr enthielten. Eine Bestätigung der Annahme, daß die Pollenfüllung am Ausfall der Vakuumversuche mit beteiligt sei, erhielt ich zufällig bei Ausführung derselben mit Antheren von *Clivia*. Nach Beendigung

der Versuche legte ich die Antheren, wie gewohnt, auf ein Blatt Filtrierpapier zum Nachtrocknen. Als ich nach einiger Zeit wieder nachsah, waren sie, gegen alle bisherige Erfahrung, stark verkürzt. Ich fand dann einen Teil des Pollens neben den Antheren auf dem Papier und einen anderen in den entsprechenden Versuchsröhrchen; ich mußte ihn beim Herausnehmen der Antheren herausgeschüttelt haben. Ich konnte nun denselben Effekt dadurch hervorrufen, daß ich bei folgenden Versuchen mit Antheren von *Clivia* und anderen, sofern sich bei ihnen im Vakuum die Naht geöffnet hatte, den Pollen aus den Antherenfächern herausblies; sie zeigten beim Nachtrocknen, im Gegensatz zu den übrigen Antheren, die den Pollen noch enthielten, normale Öffnung und Verkürzung, wenn die Austrocknung nicht im Vakuum zu weit vorgeschritten war. Immer war dann diese nachträgliche Verkürzung der Antheren rein hygroskopisch, da dieselben ganz weiß geworden waren.

Um diese Verhältnisse systematisch zu prüfen, wiederholte ich alle Vakuumversuche unmittelbar mit denselben Antheren, jedoch ohne Pollen. Wo die Naht der Antheren sich beim ersten Vakuumversuch geöffnet hatte, entfernte ich den Pollen durch Ausblasen; sonst legte ich die Antheren in Wasser, wo die durch den Versuch steif gewordenen Klappen ihre Beweglichkeit zurückerhielten. Durch energisches Schütteln des Wassers mit den darin befindlichen Antheren konnte ich dann immer das Reißen der Naht und die Entleerung des Pollens bewirken. Hierauf wiederholte ich die Versuche genau wie das erste Mal, und jetzt öffneten und verkürzten sich die Antheren normal, wie dies auch bei den 9 Monate alten Antheren der Tabelle 26 der Fall gewesen war.

Die betreffenden Zahlen sind in der Tabelle 28 angegeben. Am auffallendsten war das Resultat bei *Campanula persicifolia;* bei der Wiederholung des Vakuumversuchs nach der Pollenentleerung waren die Antheren schon nach 5 Minuten vollständig geöffnet und unförmlich tordiert, gerade wie dies bei der Öffnung in der Natur der Fall ist. In diesem Zustand konnte ich die Antheren nicht mehr messen, und deshalb fehlen in der Tabelle 28 bezügliche Angaben für *Campanula persicifolia.*

Tabelle 28.

	In Wasser	In Alk. absol.	Im Vakuum (15—20 mm Hg)							
	5—24 St.	24—48 St.	5 Min.	10 Min.	15 Min.	20 Min.	25 Min.	30 Min.	40 Min.	50 Min.
Tul. Gesner.	16—17	15½—16	—	14—15	—	12—13½	—	12—13	12—12½	12—12½
Croc. vern.	14—15	14—15	14—15	13—14½	12—14	12—13½	12—13	12—13	—	—
Clivia min.	6½—7½	6½—7½	6½—7½	5½—7	5—6½	4—6	4—5	4—5	—	—
Camp. persic.	9—11	9—11	schon nach 5 Minuten geöffnet und tordiert							
Iris germ.	15—16	15—16	—	13—14½	—	13—13½	—	13—13½	—	—
Iris pseudac.	11—12	11—12	—	9½—10½	—	9½—10	—	9½—10	—	—
Hemeroc. fl.	7—8	7—8	—	5½—6	—	4½—5	—	4—5	—	—
Lil. Martag.	11½—12	11—12	—	10—11	—	8—10	—	7½—8	7—8	7—8
Lil. bulbif.	11—12	11—11½	—	7—8½	—	6½—8	—	6½—7½	—	—
Lil. cand.	21—22	20—22	—	19—20	—	14—16	—	12—14	10—12	10—12

Nach Ausweis der Tabelle blieb die Verkürzung nicht hinter der normalen zurück; nur die *Tulipa*-Antheren verkürzten sich, auch nachdem sie keinen Pollen mehr enthielten, nicht so stark, wie zu erwarten gewesen wäre. Es mußte also hier noch ein anderer Umstand mitwirken außer der Pollenfüllung, vielleicht eine Beeinflussung der Hygroskopizität der Membran durch die Alkoholbehandlung. Die Nachprüfung bestätigte diese Annahme. Ich legte nämlich die Antheren in Wasser, behandelte sie wieder mit Alkohol abs., aber nur etwa 5 Stunden, und wiederholte den Vakuumversuch. Jetzt verkürzten sich die Antheren in 30 Minuten bis auf 10 mm. Im Wasser hatten jedenfalls die Membranen ihre volle Hygroskopizität zurückerlangt und sie während der verkürzten Alkoholbehandlung beibehalten. Überhaupt braucht die Alkoholbehandlung nicht 24 Stunden zu dauern; schon eine solche von nur einer Stunde genügt, um das besprochene schnelle Austrocknen im Vakuum hervorzurufen.

Frische Antheren, die sich noch nie verkürzt hatten, scheinen gegen Alkoholbehandlung empfindlicher zu sein als solche, die längere Zeit trocken gelegen hatten. Diese zeigten nach beliebig langer Alkoholbehandlung im Vakuum unverminderte Verkürzung, während z. B. Antheren von *Lil. candidum* ohne Pollen, aber noch nie verkürzt, nach 48stündiger Einwirkung des absoluten Alkohols im Vakuum sich gar nicht verkürzten. Auch hier konnte ich leicht im Wasser die Wirkung des Alkohols aufheben, worauf sich dann die Antheren im Vakuum normal öffneten und kontrahierten.

Es erübrigt noch, auf die Versuche Steinbrincks mit alten Antheren zurückzukommen. Jene, die „nicht so glatte" Resultate geliefert hatten, finden ihre Erklärung in dem, was ich oben über den Einfluß der Pollenfüllung gesagt habe. Anders ist es mit jenen, die nach kurzer Behandlung mit Wasser (3--5 Minuten) im Vakuum ohne jede Öffnung und Verkürzung austrockneten (1909, S. 6). Diese Versuche fallen zum Teil mit jenen zusammen, bei denen die Kohäsion durch vorzeitige Unterbrechung des Schließprozesses ausgeschaltet wird; im vorhergehenden Kapitel wurde gezeigt, daß sich dann die Antheren beim Austrocknen in Luft normal verkürzen. Es ist nicht anzunehmen, daß sie sich beim Austrocknen im Vakuum anders verhalten sollten, und bei meinen in dieser Hinsicht unternommenen Versuchen mit alten Antheren verkürzten sie sich auch im Vakuum durchaus normal; nur dauerte hier die Austrocknung immer mehrere Stunden, weil ja Wasser weniger schnell verdunstet als Alkohol. Ungeöffnet blieben die Antheren nur, wenn sich die Klappen im geschlossenen Zustand mit ihren Innenseiten gegenseitig verklebt hatten und sich deshalb nicht zurückschlagen konnten. In solchen Fällen nahm ich die Antheren schnell heraus, löste die verklebten Klappen mit der Nadel sorgfältig voneinander und konstatierte dann im Vakuum normale Öffnung und Verkürzung, vorausgesetzt, daß die Antheren vorher nicht zu stark ausgetrocknet waren.

d) Zusammenfassung.

1. Die Resultate der Vakuummethode beweisen das Vorliegen eines Kohäsionsmechanismus nur, wenn bewiesen ist:

a) daß die Quellungsfähigkeit der Membran durch die Alkoholbehandlung nicht verändert wurde;
b) daß schnelles Verdunsten eine unter normalen Verhältnissen vorhandene Kohäsionswirkung aufhebt.

2. Dieses letzte trifft nicht zu; denn bei der durch Hitze hervorgerufenen schnellen Verdunstung verkürzen sich die Antheren normal. (NB. Diese Beobachtung hat nur Beweiskraft, wenn man Kohäsion als Ursache der Antherenöffnung annimmt; sie zeigt, daß die Deutung, die Steinbrinck seinen Vakuumversuchen gibt, von seinem eigenen Standpunkte aus unhaltbar ist.)

3. Bei den nach Steinbrinck ausgeführten Vakuumversuchen verhalten sich frische und alte Antheren wesentlich verschieden; jene bleiben unverändert, diese öffnen und verkürzen sich normal.

4. Zur Erklärung dieses Verhaltens kommen folgende Faktoren in Betracht:

a) Widerstand der Naht bei frischen Antheren; wird von Steinbrinck als entscheidend angesehen;
b) Füllung mit Pollen;
c) Wirkung des absoluten Alkohols.

5. Der Widerstand der Naht ist nicht die Ursache, weshalb sich frische Antheren im Vakuum nicht verkürzen; denn

a) dieser Widerstand ist bei reifen Antheren nur gering;
b) die Antheren öffnen sich auch dann nicht, wenn
   α) die Naht zu Beginn des Versuches schon geöffnet war oder wenn
   β) die Naht während des Versuches im Vakuum riß.

6. Die Pollenfüllung ist die Hauptursache des beschriebenen ungleichen Verhaltens frischer und alter Antheren; denn auch die frischen Antheren, welche bei einem ersten Vakuumversuch unverkürzt geblieben waren, verkürzten sich bei unmittelbarer Wiederholung des Versuches normal, wenn der Pollen aus ihnen entfernt war.

7. Bei frischen Antheren kann als sekundäre Ursache die Härtung der Membranen durch den Alkohol in Betracht kommen. Diese wird aufgehoben durch Einlegen in Wasser und Abkürzung der Alkoholbehandlung.

7. Kapitel. Methode der Öffnung durch wasserentziehende Flüssigkeiten.

a) Bisherige Anwendung und Resultate.

Die Methode wurde von Hannig (1910) angewendet, um den Kohäsionsmechanismus der Antheren zu beweisen. Ich gebe im folgenden einen Auszug aus seinen bezüglichen Darlegungen (S. 189—196).

Zunächst stellte Hannig mit Hilfe des *Polypodiaceen*-Annulus, eines anerkannten Kohäsionsmechanismus, fest, daß sich durch wasserentziehende Flüssigkeiten Kohäsionsvorgänge hervorrufen lassen; es ist dies übrigens seit Prantl (1896) und Schrodt (1897) bekannt. Hiebei zeigte sich das für einen Kohäsionsmechanismus charakteristische, freilich nicht notwendige Merkmal: ruckweise Bewegung beim Auftreten von Luftblasen.

Bei Anwendung dieser von Hannig so genannten „Diffusionsmethode“ auf Antheren verläuft der Öffnungsvorgang „nicht so typisch wie bei den Sporangien“. Legt man Antherenquerschnitte aus Wasser in Magnesiumchlorid, „so öffnen sie sich im Verlauf weniger Sekunden und schlagen sich ev. nach rückwärts und zwar häufig stärker, als es bei der Öffnung im Freien der Fall ist. Nach einiger Zeit beginnen die Antheren sich wieder langsam einwärts zu krümmen und schließen sich zuletzt vollständig.“ Alles ohne ruckweise Bewegung und ohne Auftreten von Luftblasen. „Ganze Antheren öffnen sich in den Versuchslösungen nicht; wahrscheinlich weil die Diffusion durch die Kutikula zu sehr gehemmt ist.“ Der angeführte Grund für dieses auffallende Verhalten ganzer Antheren ist sicher nicht zutreffend; denn es müßte dann auch bei der Transpiration der Wasseraustritt durch die Kutikula gehemmt sein und es könnte dann in der Natur eine Öffnung der Antheren gar nicht stattfinden.

Zur Erklärung seiner Beobachtungen zieht Hannig folgende zwei Möglichkeiten in Betracht: Die Salzlösungen entziehen das Wasser entweder den Membranen (Hygroskopizität) oder dem Zellinnern (Kohäsion). „Eine Ausgleichung der Innen- und Außenlösungen muß schließlich in beiden Fällen eintreten. Das Endresultat wäre also . . . . die Füllung des Zellraumes mit der betreffenden konz. Salzlösung. Daraus folgt, daß die Membranen dann nicht mit Wasser, sondern mit einer hochkonzentrierten Lösung getränkt wären. Es müßten also, da . . . die Membranen sich in dem größtmöglichen Verkürzungszustand befinden, die Antherenquerschnitte . . . . in dem maximalen Öffnungszustand liegen bleiben. Das ist aber gerade nicht der Fall. Vielmehr sieht man, daß die Antherenquerschnitte sich wieder zu schließen beginnen. . . . Die Schließbewegung führt . . . meist nicht zu einem völligem Schließen der Fachquerschnitte. Erst wenn die Querschnitte in Wasser kommen, krümmen sie sich vollständig ein.“

Daß die hygroskopische Verkürzung der Membranen nicht bedeutend sei, geht nach Hannig auch daraus hervor, daß sowohl ganze Antheren, als auch einzelne Zellen von solchen in $MgCl_2$ konz., sowie in Alk. abs., „durch den die Membranen völlig entwässert werden“, sich nur unbedeutend verkürzen.

Die künstliche Schließung von Antherenquerschnitten in konz. Salzlösungen tritt nach Hannig also ein, trotzdem die Membranen „im maximalen Schrumpfungszustand verharren“ und wird dadurch hervorgerufen, daß bei der Herstellung des Diffusionsgleichgewichtes Flüssigkeit in die Zellumina eingetreten ist. Ist dann außen und innen die Konzentration gleich groß, so sind die Membranen „ent-

spannt", da kein wasserentziehendes Moment mehr vorhanden ist, und es können sich die beim Öffnen entstandenen Kohäsionsfalten wieder ausgleichen. —

So Hannig. Gleichzeitig und unabhängig von ihm hat Schmidt (1910) die „Diffusionsmethode" angewendet zum Nachweis von Kohäsionsvorgängen beim Einrollen von Blättern.

b) Bemerkungen zu dieser Methode.

Es handelt sich zunächst darum, ein Urteil über die Beweiskraft dieser Methode zu erhalten. Wichtig ist hier auf alle Fälle der Umstand, daß bei den Versuchen die natürlichen Verhältnisse in hohem Grade verändert sind und daß die Resultate deshalb nicht ohne weiteres auf den Öffnungsvorgang in der Natur angewendet werden dürfen. Dessen ist sich auch Hannig bewußt; denn er unterscheidet diesen künstlichen Öffnungsvorgang von der Öffnung in natura. —

Der Beweisgang Hannigs bei seiner Methode ist wie der Steinbrincks bei seinen Vakuumversuchen ein indirekter; er schließt auf Kohäsion, weil ihm Hygroskopizität dadurch ausgeschlossen scheint, daß sich die Membranen in den konzentrierten Lösungen im größtmöglichen Verkürzungszustand befinden. Da sich die Querschnitte dennoch schließen, so kann diese Bewegung nicht auf Membranquellung, und dementsprechend die vorhergegangene Öffnung nicht auf Membranschrumpfung beruhen.

Es läßt aber Hannig einen Beweis gerade für den Hauptsatz seiner Argumentation vermissen, daß nämlich die Verkürzung der Membranen in wasserentziehenden Lösungen die größtmögliche sei, d. h. ebenso groß, wie die, welche in der Natur durch das Austrocknen bewirkt wird. Hannig hat die Methode am *Polypodiaceen*-Annulus geprüft; diese Prüfung ist aber durchaus ungenügend, denn er bestätigt dadurch nur die altbekannte Tatsache, daß ein typischer Kohäsionsmechanismus in wasserentziehenden Flüssigkeiten sich schließt, nicht aber umgekehrt, daß jeder in diesem Falle sich schließende Mechanismus unter natürlichen Verhältnissen ein Kohäsionsmechanismus sein muß. Dieses letzte ist erst dann bewiesen, wenn gezeigt ist, daß ein typisch hygroskopischer Mechanismus in solchen Lösungen sich zwar öffnet, aber nicht wieder schließen kann.

Ich unternahm deshalb zuerst in dieser Hinsicht eine Nachprüfung der Methode Hannigs an einem zweifellos hygroskopischen Mechanismus und wählte hierzu die Elateren der *Equisetum*-Sporen; diese besitzen gar kein Lumen und deshalb müssen ihre Bewegungen rein hygroskopisch sein. Bei Sporen, die ich aus Wasser in die gesättigte $MgCl_2$-Lösung brachte, schlugen die Elateren zuerst auseinander, bogen dann aber wieder zusammen und legten sich, wie im wasserdurchtränkten Zustand, spiralig um die Spore herum. Kamen die Sporen trocken in die Lösung, so schlugen die Elateren in kurzer Zeit zusammen, wickelten sich um die Spore herum und verharrten, wie im ersten Falle, in dieser Stellung. —

Hiermit ist die Beweiskraft der Methode Hannigs in Frage gestellt; denn hier befinden sich die hygroskopischen Membranen, trotzdem sie von einer konzentrierten Lösung umgeben sind, nicht im größtmöglichen Verkürzungszustand.

Zu ganz ähnlichen Resultaten ist auch Steinbrinck gekommen; er schreibt (1911, S. 561 f.) über das Verhalten von Zellmembranen in starken wässrigen Salzlösungen, speziell in der Lösung von $MgCl_2$, welche Hannig für seine Versuche fast ausschließlich verwendet hat: „Ich habe eingehender nur gesättigte Chlormagnesiumlösung geprüft und gefunden, daß sie auf viele Zellmembranen ungemein stark und entwässernd wirkt. So rief sie bei voll imbibierten Fruchtschnäbeln von *Erodium gruinum,* bei Grannen von *Stipa pennata* und bei Hülsenklappen von *Ervum, Genista* und *Lupinus* fast ebenso starke Windungen und Torsionen hervor, wie die volle Austrocknung in der Luft, und dies in weit kürzerer Zeit. Ließ ich die Objekte in der Lösung liegen, so ging in einigen Fällen die Membranschrumpfung allmählich zurück“, so bei einer *Lupinus*-Hülse, nicht aber bei der *Stipa*-Granne und bei den Zähnen der *Dianthus*-Kapsel. Aus Beobachtungen an Moosperistomen, die ja nur aus Membranresten bestehen und bei denen ebenfalls die Entwässerungsbewegungen in $MgCl_2$ konz. sofort wieder zurückgehen, zieht Steinbrinck den Schluß, „daß dabei die $MgCl_2$-Lösung wirklich die Membranen selbst entwässert und nicht etwa nur Schrumpfeln hervorruft“. Nach Steinbrinck beruht das Zurückgehen der Bewegung darauf, daß „an die Stelle des entzogenen Wassers die Lösung selbst tritt.“ — „Wenn also auch Hannig und Schmidt Salzlösungen zur Erforschung der Kohäsionsmechanismen mit bestem Erfolge verwendet haben, so darf man wenigstens die $MgCl_2$-Lösung nicht ganz allgemein und bloß für sich allein genommen als zuverlässiges Erkennungsmittel von Kohäsionsmechanismen ansehen“. Die Argumentation Hannigs steht erst fest, wenn bewiesen ist, daß speziell bei den Antherenmembranen die Schrumpfung in der Lösung nicht wieder zurückgeht.

Ich habe diese Frage zu prüfen gesucht und werde unten über diese Versuche berichten; vorher möchte ich noch die Ursache erörtern, weshalb manche Membranen in wasserentziehenden Flüssigkeiten nicht den größtmöglichen Verkürzungszustand erreichen bezw. ihn nicht beibehalten, nachdem sie ihn erreicht haben.

Es ist hierbei zunächst die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß die Lösungen nicht imstande sind, die Membranen vollständig zu entwässern. Es geht dies hervor aus der Größe der Quellungskraft, welche Rodewald (Versuchsstat. 1894, Bd. 45, S. 237) bei trockener Stärke zu 2523 Atm. bestimmte; der mittlere Druck, unter dem das Wasser in der vollkommen gequollenen Stärke steht, beträgt nach Rodewald (Zeitschr. f. physik. Chemie, 1897, Bd. 24, S. 193) 561 kg pro cm^2. Volbehr (1896, S. 36) bestimmte die maximale Arbeitsleistung bei der Quellung der Holzfaser zu 1674 Atmosphären. Pascheles (1897) fand bei Leimplatten durch seine Versuche mit trockener Luft, daß die Verdampfung im annähernd maximalen Quellungszustande analog der

aus einer freien Wasserfläche stattfindet, daß sie aber nachher stets abnimmt. Dieser Umstand legt Pascheles die Annahme nahe, daß das Quellungswasser im gequollenen Körper in zweifacher Form vorhanden sei: zum größeren Teile kapillar, zum geringeren fester gebunden. Dieser zweite Teil diene als Lösungsmittel und könne mit zunehmender Konzentration hygroskopische Eigenschaften gewinnen. — Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß das Quellungswasser auch Salzlösungen gegenüber so fest gebunden ist, daß es nicht vollständig entzogen werden kann.

Der Umstand jedoch, daß hygroskopische Mechanismen, wie Elateren von *Equisetum*-Sporen und Zähne von Moosperistomen, in Salzlösungen aus dem Schrumpfungszustand beinahe vollständig wieder zurückgehen, weist darauf hin, daß hygroskopische Membranen auch in gesättigten Lösungen noch zu quellen vermögen, sei es, indem sie die Lösung imbibieren oder derselben das Lösungsmittel entziehen. Bezügliche Untersuchungen liegen vor schon von Ludwig (Lehrbuch d. Physiol. des Menschen, S. 61; zitiert in Nägeli und Schwendener, Mikroskop, 1877, S. 428) und Reinke (1879, S. 93); letzterer hat konstatiert, daß in konzentrierter Glaubersalzlösung Quellung unter Ausscheidung von Kristallen stattfindet. Einläßlich hat Hofmeister (1888, 1890 u. 1891) diese Verhältnisse untersucht. Unter seinen Resultaten, die er meist mit Leimplatten erhielt, sind folgende hier von Bedeutung:

Die Gewichtszunahme bei der Quellung in Salzlösungen setzt sich zusammen aus Wasser- und aus Salzaufnahme; beide sind, jedoch in verschiedener Weise, von der Konzentration der Lösung abhängig (1891, S. 217). Am Ende ist der Salzgehalt der gequollenen Leimplatten ebenso hoch oder nur wenig niedriger, als der der Außenflüssigkeit (S. 218). Das Resultat ist sowohl bei Verwendung der Alkalisalze einbasischer (S. 216 ff.) oder mehrbasischer (S. 221 ff.) Säuren, als auch indifferenter organischer Substanzen, wie Rohrzucker (S. 223) und Alkohol (S. 234), prinzipiell dasselbe.

An Tierblase hatte schon Liebig (1848, in „Untersuchungen über einige Ursachen der Säftebewegung im tierischen Organismus“) festgestellt, daß die Quellung in verdünnten Salzlösungen zu größeren Gewichtssteigerungen führen kann, als die im Wasser. Hofmeister machte bezügliche Versuche und fand, daß die quellungsbegünstigende Wirkung am ausgesprochensten ist bei $MgNO_3$ und $MgCl_2$; und zwar liegt bei beiden das bezügliche Maximum zwischen 20 und 30 %. Setzt man das Gewicht des trockenen Versuchsobjektes = 1, so ist nach Hofmeister das Gewicht der im Wasser gequollenen Blase = 1,56; bei Anwendung von Lösungen erhielt Hofmeister seiner Mittelwertstabelle (S. 234) zufolge folgende Werte für das Gewicht nach der Quellung in:

	10 %	20 %	30 %
Lösung von $MgNO_3$	1,78	2,31	—
Lösung von $MgCl_2$	2,29	2,76	2,49

Diese Resultate dürfen natürlich nicht ohne weiteres auf Antheren und auf die Methode Hannigs angewendet werden. Es

handelt sich ja hier, abgesehen von der Verschiedenheit des Objektes, um Gewichtsveränderungen, während es beim Antherenproblem in erster Linie auf Volumenveränderungen der Membranen ankommt. Ferner waren die Lösungen Hofmeisters im Maximum bei NaCl vierfach normal, sonst 20—30 %, bei Alkohol nur 10 %, während Hannig konzentrierte Lösungen verwendet hat.

Soviel läßt sich aber aus diesen Versuchen Hofmeisters auch für gesättigte Lösungen entnehmen, daß bei ihnen die Quellung zwar hinter der im Wasser zurückbleiben und daß so im Vergleich zum nassen Zustand eine Verkürzung eintreten kann, daß aber anderseits diese Verkürzung das Schrumpfungsmaximum, wie es im lufttrockenen Zustande gegeben ist, entgegen der Voraussetzung Hannigs nicht notwendigerweise erreichen muß. — Andererseits zeigen obige Werte Hofmeisters, daß speziell die Wahl der $MgCl_2$-Lösung eine unglückliche gewesen sein dürfte, da ja unter allen von Hofmeister untersuchten Salzen gerade $MgCl_2$ sich als am meisten quellungsbegünstigend erwies.[1])

c) Eigene Untersuchungen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Methode Hannigs, so wie sie von ihm angewendet wurde, durchaus ungenügend ist, um einen zwingenden Schluß in irgend einer Richtung zu gestatten. Beweisend im Sinne Hannigs ist diese Methode erst dann, wenn sich durch entsprechende Versuche herausgestellt hat, daß speziell die Faserzellmembranen der Antheren in wasserentziehenden Lösungen den extremen Trockenzustand erreichen und in demselben verharren.

Als Objekt zur Prüfung dieser Frage verwendete ich, wie im 1. Kapitel isolierte Zellen. Der Gedankengang ist folgender: Den Beobachtungen Hannigs zufolge werden sich diese Zellen in den Lösungen zuerst zusammenziehen und dann wieder ausdehnen. Es entsteht nun die Frage: Beruht diese Ausdehnung entsprechend der Kohäsionstheorie auf elastischer Entfaltung der fortwährend maximal geschrumpften Membranen, oder beruht sie auf Quellung derselben? Das erste ist der Fall, wenn

1. bei der Verkürzung Falten auftreten;
2. isolierte defekte Zellen sich in der Lösung weder zusammenziehen noch ausdehnen; denn bei ihnen ist die Kohäsionswirkung ausgeschaltet und die Zellen müssen infolgedessen in der Lösung unverändert bleiben.

Auf Quellung der Membranen ist zu schließen, wenn

1. bei der Verkürzung keine Falten auftreten;
2. verletzte Zellen sich gleich zusammenziehen und wieder ausdehnen wie unverletzte.

Unter diesen Gesichtspunkten unternahm ich die folgenden Versuche, und zwar gleichzeitig mit den im ersten Kapitel beschriebenen und mit denselben Zellen wie dort. So verfügte ich über Zellen, deren maximale Verkürzung ich bereits gemessen hatte und mit dem Verhalten in den Versuchsflüssigkeiten vergleichen

[1]) Betr. neuere Literatur über Versuche bez. Quellung in Salzlösungen vergl. die Nachschrift S. 208.

Tabelle 29.
Konzentrierte Magnesiumchloridlösung.

Objekt	K.-N.	Breite der Zelle				Höhe der Zelle			
		In Wasser	In $MgCl_2$	Verkürzg. in %	Normal Verkürzung lt. Tb. 1 ic.	In Wasser	In $MgCl_2$	Verkürzg. in %	Normal. Verkürzung lt. Tb. 1 ic.
Lilium cand.	2.	20	18	10,00	25,00	20	20	0,00	5,00
a) Unverletzte	10.	14	13	7,16	25,00	27	27	0,00	3,70
Zellen (vgl.	11.	9 1/2	9	4,25	36,83	25	25	0,00	4,00
Tab. 1)	12.	5	4	20,00	40,00	19	18 1/2	2,62	5,24
	13.	10	8 1/2	15,00	40,00	26	25	3,85	3,85
	15.	21	19	14,28	28,57	22	21	4,54	4,54
	19.	12 1/2	11 1/2	8,00	28,00	21	20	4,76	4,76
b) Verletzte	4.	16	15	6,25	46,87	22	22	0,00	4,54
Zellen (vgl.	8.	13 1/2	13	3,70	25,92	25	25	0,00	0,00
Tab. 2)	9.	10	10	0,00	25,00	25	25	0,00	4,00
	10.	5	4	20,00	40,00	19	18 1/2	2,64	5,24
	12.	9	8	11,11	30,56	23	22 1/2	2,18	4,35
	13.	11	8	27,27	54,54	23	22 1/2	2,18	4,35
	22.	16 1/2	15	6,25	31,82	16	16	0,00	6,25
Lilium Martagon	4.	19	16	15,78	26,32	24	23 1/2	4,08	4,17
a) Unverletzte	5.	10	9 1/2	5,00	40,00	20	20	0,00	5,00
Zellen (vgl.	9.	15 1/2	13	16,13	32,25	20	20	0,00	7,50
Tab. 3)	12.	15	14	4,44	31,67	20	19 1/2	2,50	8,75
	14.	12 1/2	11	12,00	36,00	20 1/2	20	2,44	8,53
	15.	16	14	12,50	35,94	19	18 1/2	2,63	6,47
	19.	10	9	10,00	30,00	27	26 1/2	1,89	6,48
	20.	14	13	7,14	28,57	27	26 1/2	1,89	6,48
	22.	18 1/2	17	8,11	18,70	24	23	4,12	7,29
b) Verletzte	4.	7	6 1/2	7,14	42,86	20	20	0,00	5,00
Zellen (vgl.	7.	14 1/2	12	15,79	38,59	24	23	4,17	8,33
Tab. 4)	9.	5	4	20,00	40,00	20	19 1/2	2,50	8,75
	21.	14 1/4	12 1/2	12,28	35,86	17	16 1/2	2,71	3,82
	24.	10 1/2	8	23,81	47,62	22 3/4	22	3,71	6,59
Tulipa Gesner.	17.	15	14	6,67	20,00	17 1/2	17 1/2	0,00	2,86
a) Unverl. Zellen	22.	13 3/4	12	12,72	30,91	10	10	0,00	5,00
(vgl. Tab. 5)	23.	12 3/4	11 1/2	9,80	32,55	10	10	0,00	5,00
b) Verletzte	8.	15	14	6,67	31,67	17	16	5,88	5,88
Zellen (vgl.	11.	15 1/2	14 1/2	6,45	38,71	14 1/2	14 1/2	0,00	3,45
Tab. 6)	12.	5	4 1/2	10,00	35,00	14 1/2	14 1/2	0,00	3,45
	19.	16 1/2	14 1/2	12,12	37,88	24	24	0,00	3,12
	20.	11 1/2	10	13,04	34,78	23	23	0,00	0,00
	21.	13 1/2	12	11,11	37,04	23	23	0,00	0,00
Passifl. coerulea	3.	7	6	14,29	39,29	10	10	0,00	5,00
b) Verletzte	4.	14	12	14,29	28,57	14	13 1/2	3,79	3,79
Zellen (vgl.	11.	15 1/4	13 1/2	11,47	32,78	21	20 1/2	2,38	4,76
Tab. 8)	13.	13 1/2	11 1/2	14,67	33,33	17	16 1/2	4,94	5,88
	14.	12 1/2	11 1/2	8,00	24,00	12	12	0,00	4,17
	19.	8 1/2	7	17,65	41,18	19 1/2	19 1/2	0,00	2.63
	35.	15	13	13,33	40,00	11 1/4	11	2,78	5,56
	41.	8 1/2	8	5,88	29,41	10	10	0,00	2.50
	42.	7 1/2	7	7,14	33,33	15	15	0,00	3,33

Tabelle 30. Konzentrierte Rohrzuckerlösung.

Objekt	K.-N.	Breite der Zelle				Höhe der Zelle			
		In Wasser	In Rohrz.	Verkürzg. in %	Normale Verkürzg.	In Wasser	In Rohrz.	Verkürzg. in %	Normale Verkürzg.
Lilium Martagon	18.	15½	12	22,58	41,93	20¾	20	3,61	4,82
b) Verletzte Zellen	22.	9½	8	15,55	47,37	23	22	4,34	7,65
(vgl. Tab. 4)	25.	14	12	14,28	33,93	21½	21	2,32	6,97
Tulipa Gesneriana	13.	18	17	5,56	22,22	17	16½	2,82	4,41
b) Verletzte Zellen	14.	21	20	4,76	28,55	11	10½	4,55	9,09
(vgl. Tab. 6)	16.	8	6½	18,75	35,63	21	20½	2,38	4,76
Passiflora coerulea	3.	13¾	13	5,46	23,42	10	10	0,00	5,00
a) Unverletzte Zel-	7.	15	13½	10,00	40,00	19½	19	2,56	2,56
len (vgl. Tab .7)	8.	5	4½	10,00	35,00	16½	16	3,03	3,03
b) Verletzte Zellen	7.	17½	16	8,57	22,86	15½	15	3,22	3,22
(vgl. Tab. 8)	12.	9	7½	16,67	44,44	15½	15	3,22	4,84
	22.	9	8	11,11	44,44	16	16	0,00	4,75
	23.	9½	8½	10,52	39,47	16	16	0,00	4,75
	36.	18½	16	13,52	32,43	14	14	0,00	5,28

Tabelle 31. Absoluter Alkohol.

Objekt	K.-N.	Breite der Zelle				Höhe der Zelle			
		In Wasser	Im Alkoh.	Verkürzg. in %	Normale Verkürzg.	In Wasser	Im Alkoh.	Verkürzg. in %	Normale Verkürzg.
Lilium candidum	2.	20	19	5,00	25,00	20	20	0,00	5,00
a) Unverletzte Zel-	4.	20	17½	12,50	50,00	21	21	0,00	4,76
len (vgl. Tab. 1)	19.	12½	11¾	6,00	28,00	20	20	4,76	4,76
Lilium Martagon	3.	8¾	7½	14,38	34,28	18	18	0,00	5,87
a) Unverletzte Zel-	5.	10	8	20,00	40,00	20	19	5,00	5,00
len (vgl. Tab. 3)	7.	8¼	6	23,88	39,42	22	20	9,09	13,63
	8.	13½	11	18,52	40,72	22	20	9,00	13,63
	13.	15	11	26,67	40,00	19¾	19	3,77	5,06
	18.	10	8½	15,00	32,50	19	18½	2,63	5,26
	22.	18½	17½	5,27	18,70	24	23	4,12	7,29
b) Verletzte Zellen	4.	7	6	14,28	42,86	20	19	5,00	5,00
(vgl. Tab. 4)	13.	14	12	14,28	42,85	16	15	6,25	9,25
	21.	14½	12	15,78	35,86	17	16½	2,71	3,82
	24.	10½	8	23,81	47,62	22¾	22	3,71	6,59
Tulipa Gesneriana	18.	13	12	7,69	23,08	11	10½	4,55	6,73
a) Unverletzte Zel-	19.	13	12	7,69	23,08	8	8	0,00	3,13
len (vgl. Tab. 5)	20.	13	12	7,69	26,98	10½	10½	0,00	4,76
	21.	11½	10½	6,67	28,89	10½	10½	0,00	4,76
b) Verletzte Zellen	11.	15½	14	9,68	38,71	14½	14½	0,00	3,45
(vgl. Tab. 6)	12.	5	4½	10,00	35,00	14½	14½	0,00	3,45
	15.	8¾	8	8,57	40,00	14	13½	3,57	7,14
	22.	20¾	19	8,43	32,53	19	18	5,26	7,89
Passiflora coerulea	5.	11¼	9½	15,55	33,33	14	14	0,00	3,79
b) Verletzte Zellen	6.	15¼	12½	18,05	40,98	14	14	0,00	3,79
(vgl. Tab. 8)	11.	15¼	14	7,93	32,78	21	20½	2,38	4,76
	15.	12½	11½	8,00	24,00	12	12	0,00	4,17
	19.	8½	7	17,65	41,18	19½	19½	0,00	2,63
	24.	7	6	14,28	35,71	13¾	13½	1,82	5,46
	33.	7	6	14,28	35,71	14¾	14½	1,69	3,39
	34.	12½	11	10,20	44,00	12¾	12½	1,96	3,92

konnte. Diese waren die von Hannig verwendete konzentrierte Magnesiumchloridlösung, die von ihm als „gut brauchbar“ empfohlene konzentrierte Rohrzuckerlösung, zur Ergänzung: absoluter Alkohol und Glyzerin.

Tabelle 32. Glyzerin.

Objekt	K.-N.	Breite der Zelle				Höhe der Zelle			
		In Wasser	In Glyzerin	Verkürzg. in %	Normale Verkürzg.	In Wasser	In Glyzerin	Verkürzg. in %	Normale Verkürzg.
Lilium candidum	2.	20	19	5,00	25,00	20	20	0,00	5,00
a) Unverletzte Zel-	6.	8	6	25,00	50,00	23	22	4,35	4,35
len (vgl. Tab. 1)	7.	$21\frac{1}{2}$	$20\frac{1}{2}$	4,64	20,88	23	23	0,00	6,52
	9.	15	14	6,67	20,00	27	26	3,70	3,70
	10.	14	$12\frac{1}{2}$	10,71	25,00	27	27	0,00	3,70
	12.	5	4	20,00	40,00	19	19	0,00	5,24
	13.	10	9	10,00	40,00	26	26	0,00	3,85
b) Verletzte Zellen	3.	25	24	4,00	26,00	20	20	0,00	0,00
(vgl. Tab. 2)	4.	16	14	12,50	46,87	22	22	0,00	4,54
	5.	8	7	12,50	31,25	23	23	4,35	4,35
	10.	5	$4\frac{1}{2}$	10,00	40,00	19	19	0,00	5,24
Lilium Martagon	5.	10	8	20,00	40,00	20	19	5,00	5,00
a) Unverletzte Zel-	9.	$15\frac{1}{2}$	12	22,85	32,25	20	20	0,00	7,50
len (vgl. Tab. 3)	11.	15	15	0,00	33,33	27	27	0,00	13,88
	13.	15	13	13,33	40,00	$19\frac{3}{4}$	$19\frac{1}{2}$	1,29	5,06
	15.	16	15	6,08	35,94	19	19	0,00	6,47
	19.	10	$9\frac{1}{2}$	5,00	30,00	27	$26\frac{1}{2}$	1,89	6,48
	20.	14	$13\frac{1}{2}$	3,57	28,57	27	$26\frac{1}{2}$	1,89	6,48
	23.	14	12	14,28	33,93	$22\frac{1}{2}$	21	6,67	6,67
	24.	12	10	16,67	33,33	17	$16\frac{1}{2}$	2,94	5,87
Tulipa Gesneriana	14.	$14\frac{1}{2}$	$13\frac{1}{2}$	6,89	24,14	18	18	0,00	2,82
a) Unverletzte Zel-	17.	15	14	6,67	20,00	$17\frac{1}{2}$	$17\frac{1}{2}$	0,00	2,86
len (vgl. Tab. 5)	22.	$13\frac{3}{4}$	13	5,45	30,91	10	10	0,00	5,00
	23.	$12\frac{3}{4}$	12	5,99	32,55	10	10	0,00	5,00
Passiflora coerulea	5.	$11\frac{1}{4}$	10	11,11	33,33	14	14	0,00	3,79
b) Verletzte Zellen	6.	$15\frac{1}{4}$	13	14,75	40,98	14	14	0,00	3,79
(vgl. Tab. 8)	11.	$15\frac{1}{4}$	$13\frac{1}{2}$	11,47	32,78	21	$20\frac{1}{2}$	2,38	4,76
	15.	$12\frac{1}{2}$	12	4,00	24,00	12	12	0,00	4,17
	21.	16	14	12,50	43,75	$18\frac{1}{2}$	18	2,70	2,70
	37.	8	7	12,50	37,50	$20\frac{1}{2}$	20	2,39	2,39
	41.	$8\frac{1}{2}$	8	5,88	29,41	10	10	0,00	2,50
	42.	$7\frac{1}{2}$	7	7,14	33,33	15	15	0,00	3,33

Am meisten Schwierigkeiten bereitete das Übertragen der Zellen in die Versuchsflüssigkeit; sie gingen mir hierbei sehr oft verloren. In Rücksicht auf die im 1. Kapitel besprochene relative Häufigkeit extremen Verhaltens bei Faserzellen nahm ich die Eintragung in die Tabellen 29—32 nur dann vor, wenn mir von der betreffenden Versuchsgruppe wenigstens drei Messungen gelangen; die vereinzelten, nicht eingetragenen Zahlen stimmen im wesentlichen mit den angegebenen überein.

Wenn ich die Zellen in mit Wasser durchtränktem und gefülltem Zustande in die wasserentziehende Flüssigkeit legte, so zeigten sie, genau entsprechend den Beobachtungen Hannigs, zunächst eine Volumenverkleinerung, und zwar ohne daß jemals da-

bei Falten zu beobachten gewesen wären und in jedem Falle, ob die Zellen verletzt waren oder nicht. Immer ging auch diese Verkürzung ohne Auftreten von Luftblasen wieder zurück; aber wie bei Hannig die Schnitte sich nicht wieder völlig schlossen, so wurde auch hier die Breite der Zellen in Wasser nicht wieder erreicht.

Die Verkleinerung der Zellen konnte ich nicht mit Sicherheit messen, weil sie immer sehr schnell auftrat und weil ich wegen des Fehlens der Luftblasen keinen Anhaltspunkt für die genaue Zeit der Messung hatte. Dagegen war es möglich, die Dimensionen der Zelle nach dem Ausgleich der Kontraktion genau festzustellen, weil diese, soweit ich beobachtet habe, sich dann nicht mehr ändern.

Die aus diesen Messungen erhaltenen Werte finden sich in den Tabellen 29—32 zusammengestellt und zwar für verletzte und unverletzte Zellen gesondert. Die in der Kolonne K-N = „Kontrollnummer" stehende Zahl bezieht sich auf die entsprechende Nummer in den Tabellen 1—8; aus diesen ist auch die normale Verkürzung in Prozent zum Vergleich beigefügt.

Zur Übersicht diene die hier folgende Mittelwerttabelle; mit a sind die unverletzten, mit b die verletzten Zellen bezeichnet.

Tabelle 33.

Versuchsflüssigkeit	Objekt		Zahl der Zellen	Breiteverkürzung in %		Höhenverkürzung in %	
				In der Versuchsflüssigkeit	Totale Verkürzg. derselb. Zellen	In der Versuchsflüssigkeit	Totale Verkürzg. derselb. Zellen
Gesättigte Magnesiumchloridlösung	*Lilium candidum*	a	7	11,24	31,77	2,26	4,44
		b	7	10,80	36,24	0,99	4,10
	Lilium Martagon	a	9	10,12	31,05	2,18	6,74
		b	5	16,20	40,99	2,62	6,49
	Tulipa Gesneriana	a	3	9,73	27,82	0,00	4,29
		b	6	9,90	35,51	0,98	2,65
	Passiflora coerulea	b	9	11,86	33,54	1,54	4,18
	Gesamtmittelwert		46	11,43	33,95	1,63	4,75
Gesättigte Rohrzuckerlösung	*Lilium Martagon*	b	3	17,14	41,08	3,42	6.15
	Tulipa Gesneriana	b	3	9,69	28,80	3,25	6,09
	Passiflora coerulea	a	3	8,39	32,81	1,86	2,86
		b	5	12,19	36,73	1,29	4,57
	Gesamtmittelwert		14	11,85	32,26	2,29	4,87
Absoluter Alkohol	*Lilium candidum*	a	3	7.83	34,33	1,59	4,84
	Lilium Martagon	a	7	17,67	35,10	4,81	7,85
		b	4	17,06	42,30	4,42	6,16
	Tulipa Gesneriana	a	4	7,44	25,49	1,14	4,85
		b	4	9,17	36,56	2,21	5,48
	Passiflora coerulea	b	8	13,24	36,71	0,98	3,99
	Gesamtmittelwert		30	12,84	35,13	2,58	5,61
Glyzerin	*Lilium candidum*	a	7	17,43	31,55	1,15	5,77
		b	4	9,75	36,03	1,09	3,54
	Lilium Martagon	a	9	11,31	34,15	2,18	7,05
	Tulipa Gesneriana	a	4	6,25	26,90	0,00	3,37
	Passiflora coerulea	b	8	9,92	34,37	0,93	3,68
	Gesamtmittelwert		32	10,22	32,91	1,27	4.78

Hieraus geht hervor, daß in wasserentziehenden Lösungen verletzte und unverletzte Zellen sich gleich verhalten; die Beobachtungen Hannigs sind also zum Beweis des Kohäsionsmechanismus vollständig untauglich; denn die von ihm festgestellte, auf die Öffnungsbewegung folgende Schließung der Querschnitte beruhte auf Quellung der Wände, indem anstelle des entzogenen Wassers die Lösung selbst trat. Diese Quellung ist freilich nicht so groß wie die in Wasser, und es dürfte interessant sein, ihre Größe zahlenmäßig anzugeben. Es läßt sich dies mit den Angaben der Tabelle 33 ohne weiteres ausführen. Das Vorgehen ist hiebei folgendes:

Die normale Quellung ist = Trockenverkürzung = Q_1; die Quellung in der Versuchsflüssigkeit = Trockenverkürzung (bezw. maximale Quellung) minus Verkürzung in der betr. Flüssigkeit = Q_2. Das Verhältnis $Q_2 : Q_1$ gibt die Quellung in der Versuchsflüssigkeit, wenn die normale $Q_1 = 1$ gesetzt ist. So ergibt sich z. B. für *Lilium candidum* a. in $MgCl_2$ konz. laut Tabelle 33 $Q_1 = 31{,}77$ (%); $Q_2 = 31{,}77 - 11{,}24 = 20{,}55$; $Q_2 : Q_1 = 20{,}55 : 31{,}77 = 0{,}65$. — Die auf diese Weise erhaltenen Zahlen sind:

Tabelle 34.

		In $MgCl_2$ konz.	In Rohrzucker konz.	In Alkohol abs.	In Glyzerin
Lilium candidum	a	0,65	—	0,77	0,64
	b	0,71	—	—	0,73
Lilium Martagon	a	0,67	—	0,49	0,67
	b	0,61	0,58	0,57	—
Tulipa Gesneriana	a	0,65	—	0,71	0,77
	b	0,75	0,66	0,75	—
Passiflora coërulea	a	—	0,75	—	—
	b	0,64	0,67	0,64	0,71

Die Quellung erweist sich demnach in allen diesen Fällen als beträchtlich, so daß sie wohl imstande ist, die von Hannig beobachtete Schließung von Querschnitten in $MgCl_2$ zu erklären. Hierdurch hat sich seine Beweisführung in ihrem Fundament als unzutreffend erwiesen.

Im folgenden soll auf einige Tatsachen eingegangen werden, die Hannig als sekundäre Stützen seines Beweises anführt. Zuerst kommen hier seine Versuche mit $MgCl_2$-Lösungen von allmählich steigendem Salzgehalt in Betracht. Er sagt (S. 195 f.): „Wenn Kohäsionsmechanismus vorliegt, so muß . . . die Öffnungsbewegung ausbleiben, wenn die Wasserentziehung allmählich und so langsam geführt wird, daß in keinem Moment größere Wassermengen auf einmal aus dem Zellinnern herausgerissen werden, sondern der Diffusionsausgleich nach jeder geringfügigen Wasser-

entziehung sofort stattfindet.“ Tatsächlich öffneten sich Antherenquerschnitte in allmählich steigenden Konzentrationen von $MgCl_2$-Lösungen (10 %, 20 %, 30 % . . . . 150 %) nicht. „Läge hygroskopischer Mechanismus vor, so müßten die Antheren in den angeführten Versuchen mit steigender Konzentration allmählich aufgehen und schließlich dauernd geöffnet bleiben.“

Der letzte Satz und damit die ganze Beweiskraft dieser Versuche beruht wiederum auf der von Hannig allgemein gemachten, nicht bewiesenen und im obigen unzutreffend befundenen Voraussetzung, daß die Membranen in den Lösungen im maximalen Schrumpfungszustand verharren. Wie gezeigt wurde, quellen diese Membranen auch in konzentrierten Salzlösungen, wodurch das von Hannig beobachtete Verhalten der Schnitte in Lösungen von steigender Konzentration ohne weiteres erklärt ist. Denn gerade so gut, wie der Diffusionsausgleich nach dem Zellinnern nach jeder geringen Wasserentziehung hat stattfinden können, konnte auch die den Membranen entzogene Inbibitionsflüssigkeit durch solche von um 10 % höherer Konzentration ersetzt werden.

Eine zweite sekundäre Stütze, die Hannig seiner Beweisführung beigibt, ist die Beobachtung, daß „wasserdurchtränkte Schnitte, deren Faserzellen sämtlich angeschnitten sind, beim Einlegen in $MgCl_2$-Lösung keinerlei Bewegung zeigen“ (S. 218). — Bemerkungen über die Herstellung und Behandlung solcher Schnitte finden sich im 4. Kapitel; sie gelten auch hier. Sicheren Aufschluß über das Verhalten angeschnittener Zellen geben isolierte, defekte Zellen; ich habe über solche oben im Text und in den Tabellen ausführlich berichtet. Außerdem behandelte ich noch Mikrotomschnitte, die ich nach der im 4. Kapitel angegebenen Methode erhalten hatte, mit $MgCl_2$ konz. unter Anwendung der ebendort beschriebenen Schutzmaßregeln gegen das Ankleben am Objektträger und konnte, wenn genügend Membranen parallel der Schnittfläche noch vorhanden waren, deutlich Öffnungs- und Schließbewegungen beobachten.

Am Schlusse möge mir die Bemerkung erlaubt sein, daß sich Hannig wohl selbst nicht recht klar geworden ist über den Gang seines Beweises; er berichtet nämlich in einer Nachschrift (S. 218), daß sich lufttrockene Schnitte alsbald schließen, wenn sie mit konzentrierter $MgCl_2$-Lösung betropft werden, und fügt bei: „Daraus geht hervor, daß Antherenmembranen in $MgCl_2$-Lösung sogar noch aufzuquellen vermögen.“ Und um diesen Satz zu entkräften, spricht er sofort von dem soeben erwähnten Verhalten jener Schnitte, deren sämtliche Zellen angeschnitten seien.

Mit der Annahme der Quellungsfähigkeit der Membranen in $MgCl_2$ konz. ist nun aber den Versuchen Hannigs jede Beweiskraft genommen; denn es kann in diesem Falle die Schließbewegung der Schnitte ebensowohl auf Quellung wie auf elastischer Entspannung der Membranen beruht haben. Andrerseits hätte Hannig, da er die Kohäsionstheorie vertritt, im vorliegenden Falle überhaupt nicht auf Quellung schließen dürfen; denn es beruht dann die Schließung auch in $MgCl_2$ konz. nicht auf Quellung der Membranen,

sondern auf deren elastischer Entspannung, d. h. auf Ausglättung der Kohäsionsfalten, nachdem die Membranen ihre Elastizität wiedererlangt haben.

d) Zusammenfassung.

1. Beobachtet wurde von Hannig und mir übereinstimmend, daß Antherenquerschnitte zuerst sich öffnen, bezw. daß isolierte Faserzellen zuerst sich kontrahieren, wenn sie in wasserdurchtränktem Zustande in wasserentziehende Lösungen gebracht werden, daß aber diese Öffnung bezw. Kontraktion sofort wieder und zwar definitiv zurückgeht, alles ohne Zucken und ohne Auftreten von Gasblasen.

2. Hannig nimmt an, daß die Kontraktion der Faserzellmembranen in wasserentziehenden Lösungen dauernd die größtmögliche sei und bezeichnet deshalb die Schließung in den wasserentziehenden Lösungen, und entsprechend auch die Öffnung als Kohäsionsvorgang.

3. Diese Annahme Hannigs ist nicht ohne weiteres berechtigt, denn

a) auch Mechanismen, die zweifellos rein hygroskopisch sind, vermögen sich in wasserentziehenden Lösungen zu öffnen und nachher wieder zu schließen; bezügliche Beobachtungen von Steinbrinck an einer *Lupinus*-Hülse und an Moosperistomen, von mir an Elateren von *Equisetum*-Sporen;
b) es ist häufig beobachtet worden, daß Membranen auch in konz. Salzlösungen zu quellen vermögen (Reinke); speziell das von Hannig verwendete $MgCl_2$ wirkt in Lösung quellungsbegünstigend (Hofmeister).

4. Die Annahme Hannigs trifft bei Antheren nicht zu; ihre Membranen quellen vielmehr in den wasserentziehenden Lösungen beträchtlich, denn

a) isolierte Zellen zeigen in $MgCl_2$ konz., sowie in andern wasserentziehenden Flüssigkeiten dasselbe unter 1. beschriebene Verhalten, ohne Rücksicht darauf, ob sie defekt oder unverletzt sind;
b) wasserdurchtränkte Querschnitte, bei denen alle Faserzellen angeschnitten sind (Mikrotomschnitte) zeigen ebenfalls in den Lösungen zuerst Öffnung und dann wieder Schließung, sofern parallel der Schnittfläche noch eine genügende Anzahl Membranen vorhanden ist.

II. Teil. Über den hygroskopischen Öffnungsmechanismus der Antheren.

Aus dem ersten Teil der vorliegenden Arbeit hat sich ergeben, daß die Antherenöffnung auf Schrumpfung und nicht auf Kohäsion beruht, denn

1. Die Leistungsfähigkeit der Kohäsion ist quantitativ ungenügend, um die Veränderungen der Antheren bei ihrer Öffnung hervorzurufen; sie kann höchstens als sekundäres, nicht notwendiges Hilfsmittel in Frage kommen (1. Kapitel).

2. Tatsächlich wird die Leistung der durch Kohäsion wirkenden Zellen schon in den ersten Öffnungsstadien geringer, als die der hygroskopisch wirksamen; Beweis durch Beobachtung der Luftblasen (2. Kapitel).

3. Es treten keine Kohäsionsfalten auf (3. Kapitel).

4. Öffnung tritt auch bei Ausschluß der Kohäsion ein (4. u. 5. Kapitel).

Nach dieser Feststellung handelt es sich darum, die Wirkungsweise des hygroskopischen Mechanismus nach Möglichkeit aufzuklären. Zu diesem Zwecke sind die verschiedenen Membranen, welche in den Antheren vorkommen, auf ihre hygroskopische Leistungsfähigkeit zu prüfen und in ihrer Wirksamkeit gegenseitig zu vergleichen.

1. Kapitel. Geschichtlicher Überblick und Stand der Frage.

In den Klappen der reifen Antheren sind 3 Lagen von Zellen zu unterscheiden: zu äußerst die Epidermis, darunter die ein- oder mehrschichtige Faserzellage und als Auskleidung der Klappenhöhle das Tapetum.

Das Tapetum kommt für den Öffnungsmechanismus nicht in Betracht, da es zur Zeit der Öffnung nur noch aus Zellresten besteht oder vollständig resorbiert ist. Tatsächlich unterscheideu sich auch nach Schneider (1908, S. 28 f.), welcher bezügliche Experimente anstellte, „Klappenstücke, welche der Tapete beraubt sind, in der Bewegung nicht von jenen, welche die Tapete besitzen“.

In die Epidermis haben einige frühere Forscher, wenigstens zum Teil, den Mechanismus verlegt; so Mohl (1830, 1845) und Chatin (1870). Sie gingen hierbei von der (nicht bewiesenen) Ansicht aus, daß unverdickte Membranen allgemein stärker schrumpfen als verdickte. „Eine notwendige Folge hiervon ist, daß eine austrocknende Antherenwandung sich wegen stärkerer Kontraktion ihrer Epidermis und des äußeren (unverdickten) Teils der Endotheciumzellen nach außen zu krümmt“ (Mohl, 1845, S. 64). — Diese Ansicht von der Aktivität der Epidermis wurde bekämpft von Schinz (1883), Schrodt (1885), Leclerc du Sablon (1885), Steinbrinck, Brodtmann (1898), Schwendener (1899), Colling (1905), Schneider (1908) und Hannig (1910), meist unter Hinweis auf die Tatsachen, daß einerseits die Epidermis bei geöffneten Antheren stark gefaltet und zerknittert ist, und daß anderseits die Öffnungsbewegung unverändert vor sich geht, wenn auch die Epidermis entfernt ist. Nach Schneider (1908, S. 26 ff.), der an isolierten Epidermisstücken eine zur Öffnungsbewegung gegensinnige Krümmung beobachtet hat, ist die Epidermis nicht bloß nicht aktiv, sondern leistet sogar gegen das Zurückkrümmen der Klappen Widerstand, den die Faserzellschichten überwinden

müssen. Hannig (S. 210) hält dieses letzte nicht für zutreffend, indem er darauf hinweist, daß „bei den Versuchen von Schneider die Außenfläche der Epidermis durch eine starke Kutikula in der Wasserabgabe gehemmt, die Innenseite dagegen wahrscheinlich durch Verletzungen bei der Ablösung gefördert ist." Demnach wäre die von Schneider beobachtete Krümmung der Epidermis eine Folge der Präparation. — Ob dies der Fall ist, lasse ich dahingestellt; jedenfalls geht aus den Versuchen mit epidermislosen Antherenstücken hervor, daß die Öffnung der Antheren nicht auf die Aktivität der Epidermis zurückzuführen ist.

Es kommt demnach als Sitz des hygroskopischen Mechanismus nur noch die Faserzellage in Betracht, und es erhebt sich die Frage, ob die Fasern allein oder die dünne Membran allein aktiv sich verkürzen oder ob Schrumpfungen beider kombiniert sind.

Den Fasern schrieben zuerst Purkinje (1830) und Meyen (1828—1839) Aktivität zu. Daß ersterer die Fasern für mit Wasser gefüllte Röhren hielt und glaubte, es gebe auch freie Fasern ohne Zellen, hat nur historisches Interesse. Nach Purkinje beruht die Aktivität der Fasern auf Elastizität, nach Meyen auf Hygroskopizität; beiden fehlen eigentliche Beweise. Ihrer Ansicht trat bereits Mohl entgegen (1845, vgl. obiges Zitat). Später griff Schinz die Frage wieder auf; er hält die Fasern für aktiv, indem sie ihre äußeren, der Epidermis zugekehrten Ränder einander beim Austrocknen nähern, weil „der größte Wasserverlust beim Austrocknen die innersten, dem Lumen angrenzenden Schichten der verdickten Stellen trifft" (S. 43). Seine Ansicht wurde bis auf Schneider ausnahmslos abgelehnt; so von Schrodt (1885, S. 39), Steinbrinck (von 1891 an), Brodtmann (1898, S. 39), Schwendener (1899, vgl. auch „Mechanische Probleme", 1909, S. 130) und Colling (1905). Direkte bezügliche Beobachtungen führt Schwendener (S. 106) an; isolierte Fasern von *Tulipa Gesneriana,* die er durch Zerreiben von Schnitten erhalten hat, zeigten beim Austrocknen keine meßbare Verkürzung oder Formveränderung.

Im Gegensatz zu Schinz verlegten Schrodt (1885), Leclerc du Sablon (1885), Steinbrinck (bis 1898), Brodtmann (1898), Schwendener (1899) und Colling (1905) den Sitz des hygroskopischen Mechanismus in die dünne Membran. Daß die dünnen Membranen aktiv schrumpfen, wurde von allen Anhängern der Schrumpfungstheorie angenommen (mit Ausnahme von Schinz); als Gegner kommen die Vertreter der Kohäsionstheorie in Betracht, welche als Öffnungsursache die Membranschrumpfung überhaupt verwerfen.

Die dritte Möglichkeit, daß sowohl Fasern als dünne Membran an der aktiven Schrumpfung beteiligt sind, hat als erster Schneider (1908) in Betracht gezogen. Er geht hierbei von der Beobachtung aus, daß die von ihm bei *Tulipa* entdeckten Doppelsternzellen, d. h. Zellen, deren Fasern sowohl auf der Epidermal- als auf der Locularwand anastomisieren, beim Austrocknen allseitig kleiner werden. S. 56: „Ohne Kontraktion der Stäbe können diese Zellen sich hygroskopisch entweder gar nicht verändern, oder sie werden

einerseits schmäler und anderseits länger.“ Bei Schrauben- und Ringzellen ist die Verkleinerung „ebenfalls nur in einer Richtung (nämlich quer zu den Fasern) möglich, während sie bei Bank-, Griff- und U-förmig verdickten Zellen ohne sehr große Polmembran nicht allseitig in erheblichem Maße stattfinden kann. Für sehr viele Fälle zwingt demnach die mathematische Überlegung zur Annahme der aktiven Faserschrumpfung“ (S. 57). Durch direkte Messungen stellte dann Schneider fest, daß sowohl die Verdickungsfasern als die dünne Membran beim Austrocknen sich verkürzen. Wie sich die Schrumpfungen dieser beiden Membranelemente quantitativ zueinander verhalten und wie sie zusammenwirken, hat Schneider nicht untersucht.

Aus diesem geschichtlichen Überblick geht hervor, daß über den Verlauf des Schrumpfungsvorgangs, auf dem die Antherenöffnung beruht, die Ansichten sehr verschieden sind. Ich habe deshalb im folgenden versucht, die Schrumpfung der Fasern sowie der dünnen Membran in verschiedenen Richtungen durch Messungen quantitativ festzustellen. Es sollen also im folgenden die Versuche Schneiders weiter ausgedehnt werden, um so das Verhältnis der Veränderung der Faserkrümmung beim Austrocknen zur Schrumpfung der dünnen Membran festzustellen und damit die Bedeutung der beiden Faktoren für den Öffnungsmechanismus zu ermitteln.

2. Kapitel. Verhalten isolierter Fasern bei Wasserverlust.

Einzelne Fasern ohne dünne Membran erhielt ich durch Isolieren mit der Nadel unter dem binokularen Mikroskop. Das Material war dasselbe, wie im 1. Kapitel, also nie mit etwas anderem, als mit Wasser in Berührung gekommen. Die Untersuchung geschah hier und in allen folgenden Versuchen mit Zeiß, Objektiv F, Okular 3; die Vergrößerung ist 760, der Mikrometerwert 1,55 μ. — Um die Veränderungen der Objekte bei Wasserzufuhr zu untersuchen, verwendete ich mit Vorteil einen kleinen Gummischlauch. Das eine Ende desselben, welches ich mit einem gläsernen Mundstück versehen hatte, steckte ich in den Mund; das andere Ende richtete ich auf das Präparat. So konnte ich diesem durch meine Atemluft Wasser zuführen und die Faser gleichzeitig unausgesetzt im Mikroskop beobachten. Es war dies deshalb von Vorteil, weil ich dann die sehr kleinen Objekte nie aus dem Auge verlor und eine Veränderung ihrer Form oder ihrer Lage direkt beobachten konnte. Doch läßt sich dies nur mit schwachen Objektiven ausführen, weil sich starke Objektive, infolge des geringen Objektabstandes beim Anhauchen des Objektes mit Wasser beschlagen, und dann undurchsichtig werden. Ich benutzte Zeiß A, indem ich das bei den Messungen verwendete Objektiv F am Revolver wegdrehte. — Die Präparate schob ich während der Versuche mehrmals mit der Nadel auf dem Objektträger hin und her, um das Ankleben zu verhindern.

Zuerst suchte ich die Veränderungen des Querschnittes der Fasern zu messen. Zur Beobachtung kamen isolierte Faserstücke;

Querschnitte von solchen zu untersuchen, war mir nicht möglich. Denn wenn solche dem Objektträger aufliegen, so kleben sie sicher an.

Meine Messungen ergaben, daß die Fasern durch das Austrocknen in der Richtung des Radius der Zelle dicker werden, in tangentialer Richtung aber dünner.

In Wasser ist die Faser in radialer Richtung, also senkrecht zur dünnen Membran weniger breit, als in tangentialer; der Querschnitt stellt also annähernd eine Ellipse dar, deren längere Achse mit der Richtung der Tangente an die Zelle zusammenfällt. Durch das Austrocknen nähern sich demnach die Werte der beiden Achsen gegenseitig; die längere wird kürzer, die kürzere länger.

Die Messungsresultate sind, soweit sie *Tulipa* betreffen, in den folgenden Tabellen mitgeteilt; außerdem untersuchte ich noch einige Fasern von *Lilium candidum;* ihr Verhalten war prinzipiell dasselbe wie bei *Tulipa*. Die in den Tabellen angegebenen Zahlen sind die in μ umgerechneten Mikrometerwerte und Mittel aus zwei Messungen.

Tabelle 35a und b.

Veränderungen des Querschnittes isolierter Fasern von *Tulipa Gesneriana* bei Wasserverlust.

a) Parallel der dünnen Membran.

No.	In Wasser Dicke in μ	Trocken Dicke in μ	Verkürzg. in %
1.	5,42	4,26	21,22
2.	4,26	3,49	18,07
3.	3,10	2,52	15,49
4.	3,10	2,52	15,49
5.	4,06	3,29	18,99
6.	3,87	3,29	14,99
7.	4,06	3,29	18,99
8.	3,68	3,10	15,76
9.	4,84	4,06	16,11
10.	4,84	4,26	11,98
11.	4,45	3,87	13,03
12.	3,87	3,29	14,99
13.	3,68	3,10	15,76
14.	4,65	4,06	12,69
15.	4,45	3,78	13,03
16.	3,49	3,10	11,17
17.	3,68	3,10	15,76
18.	3,87	3,29	14,99
19.	3,49	3,10	11,17
20.	2,90	2,71	6,55
21.	2,32	1,93	21,21
22.	1,93	1,73	10,36
23.	2,32	2,13	8,19
24.	3,10	2,71	12,58
25.	3,87	3,29	14,99
26.	3,49	3,10	11,17
		Mittelwert:	14,41

b) Senkrecht dazu.

No.	In Wasser Dicke in μ	Trocken Dicke in μ	Verlängrg. in %
1.	2,32	3,10	33,62
2.	1,36	1,93	41,91
3.	1,16	1,55	33,62
4.	1,16	1,36	17,52
5.	1,55	1,93	24,52
6.	2,32	2,90	25,00
7.	1,93	2,32	20,21
8.	1,55	1,93	24,52
9.	1,93	2,32	20,21
10.	1,55	1,93	24,52
11.	1,55	1,93	24,52
12.	2,32	2,71	16,81
13.	1,74	2,13	22,41
14.	1,55	1,93	24,52
15.	2,52	3,10	22,75
16.	1,36	1,93	41,91
17.	1,55	1,93	24,75
18.	2,32	2,90	25,00
19.	1,93	2,32	20,21
		Mittelwert:	25,68

Es verkürzen sich demnach die Fasern beim Austrocknen parallel der dünnen Membran um 14,41 % und werden senkrecht dazu um 25,68 % dicker. Es fragt sich, wieviel hierdurch die Fläche des Querschnitts vergrößert wird. Nimmt man diesen als Ellispe an und setzt ihren Flächeninhalt im imbibierten Zustand $= ab\pi$, so ist er in der Trockenheit $= a\left(1-\frac{15}{100}\right)\cdot b\left(1+\frac{25}{100}\right)\pi$, wenn man die obigen prozentualen Werte zu 15 und 25 % auf- bezw. abrundet. Der Querschnitt der Fasern im feuchten Zustand verhält sich somit zu dem im trockenen wie $1:\frac{85}{80}=80:85$; seine Fläche hat durch das Austrocknen um 6 % zugenommen.

Es scheint, daß Schneider, der nur von einer Verdickung der Fasern spricht, bloß die Dimension der Fasern senkrecht zur dünnen Membran gemessen hat, worauf auch seine Figuren 6, 8, 9, 10 S. 60 ff. hindeuten. Er erhielt folgende Werte:

Tabelle 36. (Nach Schneider.)

No. nach Schneider	In Wasser Dicke in μ	Trocken Dicke in μ	Verlängrg. in %
b) S. 60	2,214	2,706	22,22
	1,722	2,214	30,33
l) S. 62 (2 Fasern)	5,00	6,20	24,00
n) S. 63	2,46	3,08	29,27
o) S. 63	2,829	3,444	21,74
	1,23	1,845	50,00
e) S. 68	3,69	3,94	6,78
		4,12	11,65
		Mittelwert:	24,45

Es zeigt sich, daß der von Schneider gefundene Mittelwert 24,45 % gut übereinstimmt mit dem von mir gefundenen (25,68 %) für die Zunahme der Dicke der Fasern senkrecht zur dünnen Membran. —

Sollen die Fasern durch ihre Hygroskopizität das Öffnen der Antheren bewirken, so kommt besonders ihre Formveränderung in der Längsrichtung in Frage. Es muß hierbei die Quellbarkeit der radial hintereinander liegenden Schichten nach innen zunehmen, weil sich nur dann die Faserenden beim Austrocknen auf der Epidermalseite nähern, also eine Bewegung im Sinne der Öffnung der Klappen ausführen. Eine gleichmäßige Schrumpfung aller Schichten würde die Klappen nur kleiner machen, ohne sie zu öffnen.

Ich untersuchte isolierte U-förmig gebogene Faserstücke; die Verbindungsstelle der beiden Schenkel entspricht der Locularwand der Zelle. Mit dem Prisma fertigte ich Zeichnungen der Objekte an und nahm auch hier jede Messung zweimal vor; in den Tabellen stehen immer die Mittelwerte der zwei Messungen. Ich maß die innere Sehnenlänge und die innere Pfeilhöhe; um einen Anhalts-

punkt für das Ansetzen des Mikrometers beim Messen der Sehne zu haben, maß ich immer ihren größten Wert; dieser lag bei geringer Pfeilhöhe (also bei abgebrochenen Fasern) an den Faser-

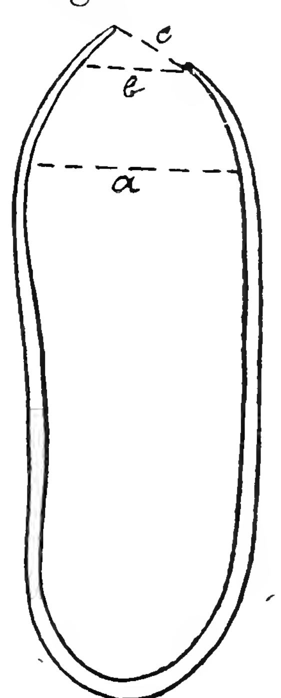


Fig. 1. *Lilium candidum.* Faser Nr. 17 im feuchten Zustand.

enden, bei größerer Länge der Schenkel etwas unterhalb derselben; vergl. die Figur, gemessen wurde a.

Tabelle 37 u. 38. Isolierte U-Fasern ohne dünne Membran.

37. *Tulipa Gesneriana.*

Sehne: W…er	Sehne: Trocken	Sehne: Verkürzg. in %	Pfeilhöhe: In Wasser	Pfeilhöhe: Trocken	Pfeilhöhe: ± %
1… 2	9½	9,50	25½	25	— 1,97
1…	10	9,09	32	31	— 3,13
4…	44	2,22	30	30	0,00
2…	19	5,00	15	15	0,00
1…	12	7,69	25	24	— 4,00
1…	12¾	8,93	11	11	0,00
1… 4	15¾	5,97	2	2½	+ 12,50
1… 4	16	7,24	5	5½	+ 10,00
… 4	9	8,33	21	20	— 4,77
1… 4	10½	10,64	9½	10½	+ 10,50
… 4	6¾	12,94	8	8½	+ 6,25
1… 4	11¾	11,29	9	10	+ 11,11
1…	13¼	11,67	9	9½	+ 5,56
1… 4	14	5,08	9	9	0,00
1…	16¼	4,41	10½	10	— 4,76
… 2	6	8,33	}16	15¼	— 4,75
	5¼	12,50			
1… 2	11	12,50	9	9½	+ 5,56
2… 4	21½	5,49	11	11	0,00
	7	12,50	—	—	—
	5¼	12,50	8	8	0,00
	7	12,50	24½	23¼	— 5,10
1… 2	17¾	8,97	18	17	— 5,56
1…	13¾	8,33	19	18	— 5.26

…ittelwert: 8,88

38. *Lilium candidum.*

No.	Sehne: In Wasser	Sehne: Trocken	Sehne: Verkürzg. in %	Pfeilhöhe: In Wasser	Pfeilhöhe: Trocken	Pfeilhöhe: ± %
1.	19¼	18	6.39	37	35½	— 4.06
2.	9¼	8	13,52	42	40	— 4.76
3.	6	5½	8,33	12	12¾	+ 6,25
4.	7	6¼	10.71	}13	13½	+ 3,85
5.	7	6½	7.14			
6.	7¾	7	9.68	38	36½	— 3.95
7.	10½	9¾	7,14	40	38	— 5,00
8.	9½	8¼	13,16	24	23	— 4,17
9.	10	9½	5,00	15	15	0,00
				47	45	— 4,03
10.	7	6	14,29	16½	15	— 9.09
11.	34	32	5,88	21	20	— 4.77
12.	49½	47	5,01	51½	48	— 6.79
13.	34	31½	7,14	38½	37	— 3,12
14.	14	12½	10,71	—	—	—
15.	7¼	6¾	6.89	42	40¼	— 6.07
16.	18	16¼	9,73	18	17¼	— 4.17
17.	16	14¾	10.94	53½	50	— 6,54
18.	7¼	6½	10,94	66	62	— 6,06
19.	13½	12	11,11	46	43	— 6.52
				20	19¼	— 3.75
20.	7	6½	7,14	13¼	15	+ 8.33

Mittelwert: 9.00

Es ist natürlich nicht gleichgültig, an welcher Stelle man die Länge der Sehne mißt; ich maß immer die größte Breite deshalb, weil sich dann die so erhaltenen Werte mit denen der Tabellen 1, 2, 5 und 6 vergleichen lassen. Dort habe ich nämlich die Größe der Breiteverkürzung der Zellen ebenfalls durch Messung jeweilen ihrer größten Breite bestimmt. Wenn die Faserschrumpfung allein die dort gemessene Kontraktion der Zellen und somit auch die Öffnung hervorbringt, so mußte sich eine Sehnenverkürzung der Fasern ergeben, welche ungefähr übereinstimmt mit der Breitenverkürzung der entsprechenden Zellen, wie sie aus den Tabellen 1, 2, 5 und 6 zu entnehmen ist.

Durch Messung des Abstandes b oder c (vgl. Fig. 1) würde man freilich größere Werte für die Sehnenverkürzung erhalten, doch wäre dort auch die zu vergleichende Breiteverkürzung der ganzen Zelle größer. So bestimmte Schwendener (1899, S. 105) bei *Tulipa* die Kontraktion der Außenseite der Klappen, welche der Kontraktion der Zellen an ihrem äußersten, epidermalen Ende entspricht (also in der Figur der Kontraktion in b oder c) zu 53 %; an der hier in Betracht kommenden Stelle der größten Breite der Zelle beträgt sie dagegen nach Tabellen 5 und 6 nur ca. 30 %. Im wesentlichen ist das Verhältnis zwischen Sehnenverkürzung der isolierten Faser und Breiteverkürzung der ganzen Zelle dasselbe, ob die entsprechenden Werte in a oder dann in b bezw. c miteinander verglichen werden. Weil mir aber aus den Tabellen 1, 2, 5 und 6 für die ganzen Zellen nur die Werte der Verkürzung in a bekannt sind, so lassen sich die Werte für die Sehnenverkürzung nur dann mit ihnen vergleichen, wenn sie sich ebenfalls auf a beziehen.

Aus den Tabellen 37 und 38 ergibt sich, daß bei isolierten Fasern die Sehne in a beim Austrocknen um ca. 9 % kleiner wird; die Fasern besitzen also eine aktive Schrumpfung im Sinne der Öffnungsbewegung. Die entsprechende Verkürzung der ganzen Zellen, auf welcher die Öffnung beruht, beträgt aber nach den Tabellen 1, 2, 5, 6 bei *Tulipa* und *Lilium candidum* ca. 30—33 %; folglich genügen die Schrumpfungsdifferenzen zwischen den innern und äußern Schichten der Fasern, auf welchen die zu 9 % bestimmte Sehnenverkürzung beruht, nicht, um den Öffnungsvorgang quantitativ zu erklären.

Dieser Vergleich ist allerdings nur zulässig, wenn isolierte ganze, mediane U-Fasern, d. h. solche, die einem größten Kugelkreise entsprechen würden, wenn man die Zelle als Kugel auffaßt, verglichen werden mit ganzen Zellen, welche dieselben Dimensionen besitzen. In den Tabellen 37 und 38 sind die Fasern einfach in der Reihenfolge aufgeführt, wie ich sie isoliert habe, ohne Rücksicht darauf, ob es sich um radiale oder tangentiale U-förmige Fasern handelt.

Ganze, mediane U-Fasern sind mit Sicherheit nicht leicht zu erhalten, und ich fand deren bei Durchsicht meiner Zeichnungen bei *Tulipa* und *Lilium candidum* nur je 5. Zu diesen suchte ich dann aus den Tabellen 5 und 6 bezw. 1 und 2 jene Zellen zum

Vergleich heraus, welche möglichst gleiche Dimensionen zeigen. Weil die ganzen Zellen mit 320facher, die Fasern aber mit 760facher Vergrößerung gemessen sind, habe ich die Maße aus den Tabellen 1, 2, 5 und 6 jeweilen mit 2,4 multipliziert. Bei den Fasern maß ich ferner die innere Sehne und die innere Pfeilhöhe, bei den Zellen aber jeweilen die äußeren Dimensionen. Es war demnach von den Werten der Tabellen 1, 2, 5, 6 immer die doppelte Faserbreite abzuziehen; ich habe sie mit einem Teilstrich in Rechnung gebracht. weil bei der dort angewendeten Vergrößerung die Faserbreite ca. ½ Teilstrich beträgt.

Leider fand ich nicht für alle Fasern bei den Zellen Gegenstücke von wenigstens annähernd denselben Dimensionen. Bei der großen Mannigfaltigkeit, welche die einzelnen Faserzellen derselben Anthere in bezug auf ihre verschiedenen Dimensionen aufweisen, kann dies nicht auffallen. Ich nahm dann zum Vergleich solche Zellen, bei welchen das Verhältnis Breite : Höhe mit dem der isolierten Fasern übereinstimmt; im 1. Kapitel des I. Teiles habe ich ja nachgewiesen, daß die Größe der Breiteverkürzung im allgemeinen mit diesem Verhältnis in Beziehung steht.

Der Vergleich ist in der folgenden Tabelle ausgeführt; K.-N. bedeutet wieder „Kontrollnummer" und soll die Kontrolle mit den dort zitierten Tabellen ermöglichen.

Tabelle 39.

Isolierte, ganze Faser					Isolierte Zelle zum Vergleich				
K.-N.	Sehne in Wasser	Pfeilhöhe in Wasser	Verhältnis Sehne : Pfeilhöhe	Verkürzg. der Sehne in %	K.-N.	Breite in Wasser	Höhe in Wasser	Verhältnis Breite : Höhe	Breiteverkürzung in %
Tulipa									
2 Tab. 37	11	32	0,34 : 1	9,09	6 Tab. 6	9,6	32,4	0,29 : 1	35,00
6	14	11	1,27 : 1	8,93	11 Tab. 5	19,2	16,8	1,14 : 1	22,22
14	14¾	9	1,62 : 1	5,09	19 Tab. 5	28,8	17,8	1,66 : 1	23,08
23	19½	18	1,08 : 1	8,97	11 Tab. 5	19,2	16,8	1,14 : 1	22,22
24	15	19	0,79 : 1	8,33	8 Tab. 5	21	28,8	0,73 : 1	27,27
			Mittelwert:	8,80				Mittelwert:	25,96
Lilium									
1 Tab. 38	19¼	37	0,53 : 1	6,39	6 Tab. 2	14,4	28,8	0,50 : 1	17,86
7	10½	40	0,26 : 1	7,14	12 Tab. 1	9,6	43,2	0,22 : 1	40,00
12	49½	51½	0,96 : 1	5,01	15 Tab. 1	48	50,4	0,95 : 1	28,57
13	34	38½	0,88 : 1	7,14	22 Tab. 1	43,2	45,6	0,94 : 1	25,26
17	16	53½	0,29 : 1	10,94	5 Tab. 1	14,4	53,2	0,30 : 1	42,85
			Mittelwert:	7,10				Mittelwert:	30,91

Es ergibt sich auch hier, daß die Sehnenverkürzung der Faser quantitativ ungenügend ist, um die bei der Antherenöffnung beobachtete Kontraktion der Zellen zu erklären. Dieses Ergebnis wird nicht verändert, wenn man nur jene Fasern und Zellen miteinander vergleicht, bei denen nicht nur die Verhältnisse Sehne : Pfeil-

höhe und Breite : Höhe, sondern auch die Werte für Sehne und Breite bezw. Pfeilhöhe und Höhe wenigstens annähernd übereinstimmen. Es sind dies die Fasern 2 und 23 bei *Tulipa*, 7, 12 und 17 bei *Lilium;* die mittlere Breiteverkürzung der entsprechenden Zellen ist 35,53 %, die Sehnenverkürzung der Fasern 8,23 %.

Die Faserschrumpfung allein vermag demnach nur eine Öffnungsbewegung hervorzurufen, welche etwa ein Viertel derjenigen ausmacht, die wir in der Natur beobachten.

Die Zahl der in Tabelle 39 miteinander zum Vergleich gelangten Fasern und Zellen ist nicht groß und es können sich deshalb durch eine Vermehrung der Versuche die Mittelwerte etwas verschieben. Doch sind die Unterschiede zwischen der Sehnenverkürzung der isolierten Fasern und der Breiteverkürzung der Zellen so bedeutend, daß auch die wenigen Zahlen der Tabelle 39 einen zuverlässigen Schluß gestatten.

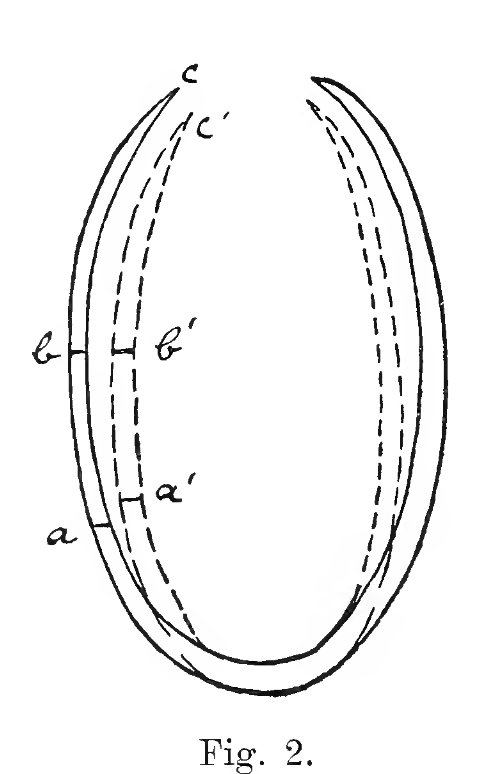


Fig. 2.

In bezug auf die Pfeilhöhe fällt sofort in die Augen, daß sie bei den einen Fasern sich verlängert, bei andern sich verkürzt, bei dritten endlich sich nicht verändert. Doch sind diese Unterschiede nicht willkürlich; es ergibt sich vielmehr aus den Tabellen die Regel, daß die kürzeren (abgebrochenen) Faserenden sich verlängern, die längeren sich verkürzen. Besonders deutlich zeigt sich dies in den Fasern 9 und 18 der Tabelle 38, wo jeweilen die Verkürzung des kürzeren, abgebrochenen Schenkels geringer ist, als die des längeren. Es tritt nach den Tabellen ein im Mittel

	bei *Tulipa*	*Lilium*	
Verlängerung bei einer Pfeilhöhe von	7,2	12,7	Teilstr.
Gleichbleiben der Länge bei einer Pfeilh. von	14	15	„
Verkürzung bei einer Pfeilhöhe von	22,8	35,7	„

Es hängt dies jedenfalls mit der stärkeren Krümmung der Fasern nach dem Austrocknen zusammen; hierdurch muß nämlich

der Punkt a (vergl. Fig. 2), welcher der Locularseite benachbart ist, in die Höhe gehoben werden, während der weiter entfernte Punkt b in demselben Niveau bleibt und c infolge der Krümmung der Faser nach unten rückt.

Im folgenden gebe ich zum Vergleich mit meinen Resultaten die Zahlen, welche Schneider für die hygroskopische Verkürzung der Sehne isolierter U-Fasern von *Tulipa* gefunden hat. Die Umrechnung in % habe ich vorgenommen, um den Mittelwert der Zahlen Schneider's mit dem von mir erhaltenen vergleichen zu können.

Tabelle 40. Isolierte U-Fasern von *Tulipa*.
(Nach Schneider.)

No. nach Schneider	In Wasser Sehnenlänge in μ	Trocken Sehnenlänge in μ	Verkürzg. in %
a) S. 59 β—δ	49,200	45,510	7,50
α—δ	60.270	55.719	7,55
γ—δ	27,060	25,092	7,27
b) S. 60	9,840	8,364	15,00
e) S. 61	38,765	34,440	11,18
h) S. 62	97,76	87,98	10,02
k) S. 62	37,146	34,758	6,43
		Mittelwert:	7,85

Der Mittelwert der Sehnenverkürzung nach Schneider (7,85 %) stimmt demnach ziemlich gut mit dem von mir ermittelten (8,9 %) überein.

3. Kapitel. Verhalten der dünnen Membranen bei Wasserverlust.

Ich verwendete isolierte von Fasern begrenzte Membranen; die Fasern waren entweder U-förmig oder dann bestanden sie aus zwei parallelen Stücken. Es erwies sich als notwendig, die dünnen Membranen in Verbindung mit Fasern zu belassen, weil sie sonst nicht gegen das Ankleben geschützt werden konnten. Dünne Membranen allein klebten immer am Objektträger und es gelang mir nicht, sie mit der Nadel loszulösen, ohne sie zu zerreißen. Waren sie aber wenigstens an zwei Seiten von Fasern begrenzt, so konnte ich in den meisten Fällen die angeklebten Membranen unverletzt wieder frei machen, indem ich die Nadel an die Fasern ansetzte und die dünne Membran gar nicht zu berühren brauchte.

Ich untersuchte dünne Membranen von *Lilium candidum* und *Tulipa Gesneriana* auf dieselbe Weise wie die Fasern (vergl. voriges Kapitel), indem ich auch hier immer die größte Entfernung der Fasern maß.

Tabelle 41 und 42. U-Fasern mit dünner Membran.

41. *Tulipa Gesneriana.*

No.	Sehne: In Wasser	Sehne: Trocken	Sehne: Verkürzg. in %	Pfeilhöhe: In Wasser	Pfeilhöhe: Trocken	Pfeilhöhe: ± %
1.	4	2	50,00	37	36	— 2,73
2.	5	3	40,00	32	32	0,00
3.	11	6	45,45	26	25	— 3,85
4.	18	13	27,72	14	14	0,00
5.	$9\frac{3}{4}$	$5\frac{1}{2}$	43,69	27	26	— 3,70
6.	$3\frac{1}{2}$	2	42,86	30	29	— 3,33
7.	$3\frac{1}{2}$	2	42,86	$20\frac{1}{2}$	20	— 2,44
8.	$6\frac{3}{4}$	$4\frac{1}{2}$	33,33	$3\frac{3}{4}$	4	+ 6,67
9.	8	$4\frac{1}{4}$	46,88	25	24	— 2,50
10.	5	$2\frac{1}{4}$	55,00	} 18	17	— 5,56
11.	10	$4\frac{1}{2}$	55,00			
12.	7	$3\frac{1}{4}$	53,57	$14\frac{3}{4}$	14	— 5,08
13.	6	$3\frac{3}{4}$	37,50	} $21\frac{1}{2}$	20	— 6,97
14.	4	$2\frac{1}{4}$	43,75			
15.	10	$4\frac{1}{2}$	55,00	22	$20\frac{1}{2}$	— 6,82
16.	$4\frac{1}{4}$	2	52,94	$24\frac{1}{2}$	23	— 6,12
17.	11	$5\frac{3}{4}$	47,73	14	$13\frac{1}{2}$	— 3,57
18.	$10\frac{1}{2}$	6	42,86	—	—	—
19.	$4\frac{1}{2}$	$1\frac{3}{4}$	58,89	10	$10\frac{1}{2}$	+ 5,00
20.	$13\frac{1}{2}$	8	40,74	22	$20\frac{1}{2}$	— 6,82
21.	$6\frac{1}{4}$	$3\frac{3}{4}$	40,00	—	—	—
22.	$7\frac{3}{4}$	$4\frac{1}{2}$	44,83	22	$20\frac{1}{4}$	— 7,86
	Mittelwert:		45,48			

42. *Lilium candidum.*

No.	Sehne: In Wasser	Sehne: Trocken	Sehne: Verkürzg. in %	Pfeilhöhe: In Wasser	Pfeilhöhe: Trocken	Pfeilhöhe: ± %
1.	$7\frac{3}{4}$	4	48,39	27	$25\frac{1}{2}$	— 5,56
2.	8	5	37,50	42	40	— 4,76
3.	6	$3\frac{1}{2}$	41,67	40	$38\frac{1}{2}$	— 3,75
4.	$6\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$	48,00	$25\frac{1}{2}$	$24\frac{1}{4}$	— 4,90
5.	$9\frac{1}{2}$	6	36,84	18	17	— 5,56
6.	$4\frac{3}{4}$	$2\frac{3}{4}$	42,11	15	$14\frac{1}{2}$	— 3,33
7.	5	$2\frac{1}{2}$	50,00	28	$26\frac{1}{2}$	— 5,36
8.	$7\frac{3}{4}$	$4\frac{1}{4}$	45,16	$25\frac{1}{2}$	24	— 5,88
9.	$3\frac{3}{4}$	2	46,67	—	—	—
10.	$4\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$	41,17	12	12	0.00
11.	7	4	42,86	16	15	— 6,25
12.	$7\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	40,00	19	18	— 5,26
13.	$4\frac{1}{4}$	$1\frac{3}{4}$	55,56	18	$17\frac{1}{2}$	— 2,78
14.	10	6	40,00	{ 15 47	15 45	0,00 — 4,26
15.	9	4	55,56	52	49	— 5,77
16.	$7\frac{1}{4}$	$3\frac{3}{4}$	48,27	$35\frac{1}{2}$	$34\frac{1}{4}$	— 3,55
17.	$5\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	54,54	33	$31\frac{1}{2}$	— 4,54
18.	11	$5\frac{1}{4}$	52,27	42	$40\frac{1}{4}$	— 4,17
19.	5	$2\frac{1}{4}$	55,00	} $25\frac{1}{2}$	$23\frac{3}{4}$	— 6,86
20.	7	$3\frac{1}{4}$	53,57			
21.	8	$3\frac{3}{4}$	53,12	66	62	— 6,06
22.	$9\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	52,63	} 27	26	— 3,70
23.	$4\frac{1}{4}$	2	53,53			
	Mittelwert:		47,58			

Tabelle 43 und 44. Dünne Membran zwischen zwei parallelen Fasern.

43. *Tulipa Gesneriana.*

No.	Quer zu den Fasern: In Wasser	Quer zu den Fasern: Trocken	Quer zu den Fasern: Verkürzg. in %	Längs den Fasern: In Wasser	Längs den Fasern: Trcken	Längs den Fasern: ± %
1.	7	4	42,96	—	—	—
2.	2	1	50,00	25	24	— 4,00
3.	8	$3\frac{1}{2}$	55,25	19	19	0,00
4.	2	$1\frac{1}{4}$	37,50	30	$28\frac{1}{2}$	— 5,00
5.	$3\frac{1}{2}$	2	42,86	31	30	— 3,22
6.	10	$4\frac{1}{2}$	55,00	39	37	— 5,14
7.	$11\frac{1}{2}$	$5\frac{1}{2}$	50,41	42	40	— 4,76
8.	5	$2\frac{3}{4}$	45,00	19	$18\frac{1}{4}$	— 3,95
9.	4	$2\frac{1}{2}$	38,50	20	19	— 5,00
10.	6	$3\frac{1}{2}$	41,67	18	17	— 5,56
11.	$4\frac{3}{4}$	$2\frac{3}{4}$	42,11	23	22	— 4,35
12.	13	$8\frac{1}{2}$	34,62	18	17	— 5,56
13.	$2\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{4}$	50,00	18	17	— 5,56
14.	10	$5\frac{3}{4}$	47.50	22	21	— 4,55
15.	10	$4\frac{1}{2}$	55,00			
16.	5	$3\frac{1}{4}$	35,00	} 21	20	— 4,73
17.	5	3	40,00			
18.	8	$4\frac{1}{2}$	43,75	$21\frac{1}{2}$	20	— 6,98
19.	9	5	44,44	23	21	— 8,69
20.	$8\frac{3}{4}$	$4\frac{1}{4}$	51,43	$21\frac{1}{2}$	20	— 6,98
	Mittelwert:		45,15			

44. *Lilium candidum.*

No.	Quer zu den Fasern: In Wasser	Quer zu den Fasern: Trocken	Quer zu den Fasern: Verkürzg. in %	Längs den Fasern: In Wasser	Längs den Fasern: Trocken	Längs den Fasern: ± %
1.	$6\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	46,15	$28\frac{1}{2}$	$27\frac{1}{2}$	— 3,51
2.	12	7	41,67	34	$32\frac{1}{2}$	— 4,41
3.	10	$5\frac{3}{4}$	42,50	26	$24\frac{1}{2}$	— 5,77
4.	$5\frac{1}{4}$	3	42,85	—	—	—
5.	$5\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	54,54	—	—	—
6.	$2\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{4}$	46,51	23	22	— 4,35
7.	$12\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{4}$	51,02	21	20	— 4,76
8.	$4\frac{1}{4}$	2	53,29	36	$34\frac{1}{2}$	— 4,17
9.	$6\frac{1}{2}$	3	53,84	39	37	— 5,13
10.	6	3	50,00	$35\frac{3}{4}$	34	— 4,90
11.	4	$2\frac{1}{4}$	43,75	26	25	— 3,85
12.	$3\frac{1}{4}$	$1\frac{3}{4}$	48,00	11	11	0,00
13.	$4\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$	41,17	22	21	— 4,54
14.	$3\frac{1}{4}$	$1\frac{3}{4}$	48,00	31	$29\frac{1}{2}$	— 4,84
15.	$3\frac{3}{4}$	2	46,67	16	$15\frac{1}{4}$	— 4,75
16.	$4\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{4}$	53,68	$21\frac{1}{2}$	20	— 6,98
17.	5	$2\frac{3}{4}$	45,00	22	21	— 4,54
18.	$2\frac{3}{4}$	$1\frac{1}{2}$	45,45	30	28	— 6,67
19.	6	$2\frac{3}{4}$	54.17	—	—	—
	Mittelwert:		47,80			

Aus den Tabellen ergibt sich folgendes:

1. Die dünne Membran verkürzt sich quer zu den Fasern um rund 45 %; ihrer Schrumpfung ist somit eine ungleich größere Wirksamkeit zuzuschreiben, als derjenigen der Fasern, deren Sehne sich beim Austrocknen nur um etwa 9 % verkürzt.

2. Es ist demnach die hygroskopische Verkürzung der dünnen Membran etwa fünfmal stärker, als die Sehnenverkürzung der Fasern; auf ihr beruht in erster Linie die Öffnungsbewegung. Die Fasern wirken besonders im locularen Teil der Zelle, wo sie sich miteinanander vereinigen, als Widerstand, da sie bei Wasserverlust ihre Form und Dimension nur wenig ändern.

3. In den Tabellen 41—44 sind die Membranen mit U-Fasern und die mit zwei parallelen Fasern getrennt behandelt. Bei jenen ist nämlich die Wirkung der im vorigen Kapitel festgestellten Hygroskopizität der Fasern beibehalten, während sie bei diesen ausgeschlossen ist, weil hier die Fasern nicht mehr mt einander in Verbindung stehen. Eine Vergleichung der Resultatei in beiden

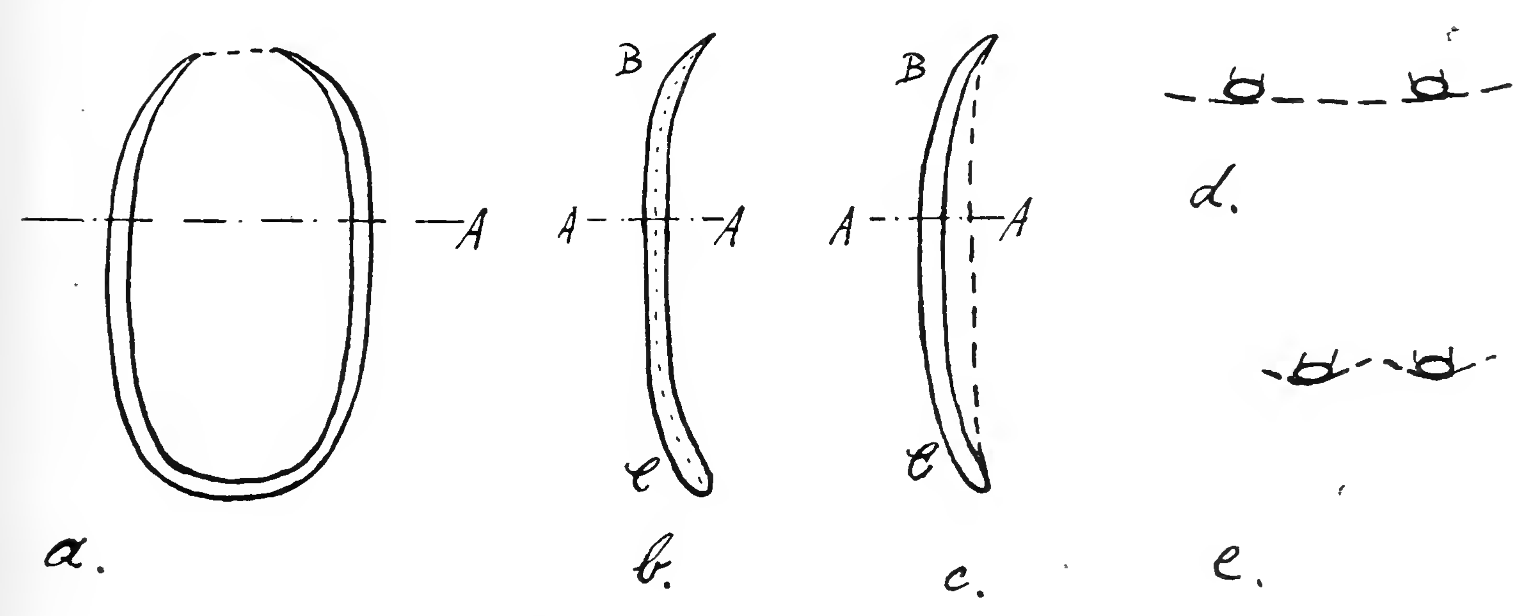


Fig. 3. Faser mit dünner Membran. *a* von vorn, *b* und *c* von der Seite: *b* im feuchten, *c* im trockenen Zustand, *d* und *e* Querschnitt, *A A*: *d* im feuchten, *e* im trockenen Zustand. Die dünne Membran ist gestrichelt.

Fällen ermöglicht die Entscheidung der Frage, ob die Sehnenverkürzung der Fasern in tangentialer Richtung diejenige der Membranen unterstützt. Es zeigt sich, daß eine solche Unterstützung nicht vorhanden ist; denn die Verkürzung der dünnen Membran quer zu den Fasern bleibt dieselbe, gleichviel, ob die Sehnenverkürzung der Fasern mitwirken kann oder ausgeschlossen ist.

4. Längs den Fasern stimmt die Verkürzung der dünnen Membran mit derjenigen der Faser überein. Wahrscheinlich ist auch hierbei die Verkürzung der dünnen Membran ausschlaggebend. In Figur 3a—e ist eine dünne Faser mit dünner Membran im trockenen und feuchten Zustande dargestellt. Im feuchten Zustand verläuft die dünne Membran in annähernd derselben Richtung, wie die sie begrenzende Faser; sie ist demnach von der Seite gesehen ganz durch die Faser verdeckt (Fig. 3b). Bei der hygroskopischen Verkürzung wird sich diese Richtung für jenen Teil des Präparates,

wo die Fasern annähernd gerade verlaufen (also in A), nicht ändern; Faser und dünne Membran laufen auch im trockenen Zustand, von der Seite gesehen, einander parallel. Anders wird sich dagegen die dünne Membran an jenen Stellen verhalten, wo die Fasern stärker gekrümmt sind, d. h. in B und C. Dort muß für die dünne Membran die Tendenz bestehen, sich in die kürzeste Richtung, also in die der Sehne, einzustellen. Die Folge davon ist, daß die dünne Membran sich nach innen einwölbt; ihr innerster Kontur bildet dann, von der Seite gesehen, die Sehne zum entsprechenden Bogen der Faser (Fig. 3c).

Auf diese Weise kann die dünne Membran auch in der Richtung der Zellhöhe aktiv wirken, indem sie die Punkte B und C einander zu nähern sucht. Der Querschnitt in A (Fig. 3d und e) zeigt dann trocken eine kleine Einfaltung der dünnen Membran, welche natürlich mit Kohäsion nichts zu tun hat. Derartige Falten an isolierten Zellen zu beobachten ist sehr schwierig, weil sich solche Zellen nicht leicht auf die Locularwand stellen und so betrachten lassen. Doch konnte ich wiederholt solche Falten sehen, wenn ich eine Gruppe von Faserzellen oder auch größere Bruchstücke von Klappen während des Austrocknens von der Fläche beobachtete; die betreffenden Falten zeigten sich dann bei randständigen Zellen an freiliegenden Teilen. — Demnach ist die dünne Membran auch in der Richtung der Höhe der Zellen aktiv. Die Verkürzung beträgt in dieser Richtung nur etwa 5 %; sie kommt für die Öffnung nicht in Betracht, weil diese Richtung mit der Dicke der Klappen zusammenfällt.

Nebenbei möge noch auf einen Umstand aufmerksam gemacht werden. Es zeigt sich hier, daß Bruchstücke von Zellen, die nur noch aus kleinen Teilen dünner Membran und Fasern bestehen, sich ebenso stark verkürzen wie intakte Zellen. Es ist dies eine Stütze für meine Beweisführung im 4. Kapitel des I. Teiles, welche das Verhalten dünner Querschnitte mit nur angeschnittenen Zellen zur Grundlage hat.

Es muß auffallen, daß die Verkürzung der isolierten dünnen Membranen die Breiteverkürzung der Zellen, die ich im 1. Kapitel des I. Teiles zu 30—35 % bestimmt habe, bedeutend übertrifft. Doch ist in Betracht zu ziehen, daß die Breiteverkürzung der Zellen sich zusammensetzt aus der Kontraktion der dünnen Membran und derjenigen der Fasern parallel der dünnen Membran; die erstere beträgt ca. 45 %, die letztere (lt. Tab. 35a) ca. 15 %. Setzt man nun, wie dies etwa den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, das Mengenverhältnis zwischen Fasern und dünner Membran = 1 : 2, so ist die prozentuale Gesamtverkürzung $= \frac{15 + 2 \cdot 45}{3}$ % = 35 %, also vom Resultate des 1. Kapitels des 1. Teiles nur unwesentlich verschieden.

Zum Vergleich mit meiner Tabelle 41 gebe ich hier die entsprechenden Zahlen, welche Schneider für die Verkürzung der dünnen Membran quer zu den Fasern erhalten hat.

Tabelle 45.
Isolierte dünne Membran von *Tulipa*. (Nach Schneider.)

No. nach Schneider	In Wasser Breite quer zur Faser in μ	Trocken Breite quer zur Faser in μ	Verkürzung in %
d) S. 68	95.3	84.1	11.77
e) S. 68, c—d	2,46	2,214	10.00
a—b	9,48	7,13	27.54
		8,61	12,48
h) S. 69	3,4	3	11.77
i) S. 70	15.275	12.220	20.00
k) S. 70	9,963	8,610	13.52

Mittelwert: 15.30

Nach Schneider ist also die Schrumpfung der dünnen Membran doppelt so groß, als die entsprechende der Fasern, so daß seine Ergebnisse prinzipiell (qualitativ) mit den meinigen übereinstimmen. Auffallend ist freilich der große quantitative Unterschied zwischen der von Schneider ermittelten Schrumpfung der dünnen Membran (15 %) und meinem bezüglichen Mittelwert (45 %). Worauf dies zurückzuführen ist, vermag ich mit Bestimmtheit nicht anzugeben; doch dürfte der Grund wohl darin liegen, daß Schneider Membranen untersuchte, die entweder gar keine Faser mehr oder dann nur ein einzelnes Stück einer solchen besaßen. Bei solchen Membranen ein Ankleben und Verkrümmen zu verhindern, dürfte äußerst schwierig sein. Mir wenigstens gelang dies nie und ich verwendete deshalb nur Membranen mit zwei parallelen Fasern, welche einen Angriffspunkt für die Nadel bieten.

4. Kapitel. Erklärung einiger Beobachtungen auf Grund der Resultate des 2. und 3. Kapitels.

Es soll im folgenden versucht werden, auf Grund der ermittelten Tatsache, daß die Breiteverkürzung der dünnen Membran etwa fünfmal größer ist, als die Sehnenverkürzung der Fasern, zwei im 1. Kapitel des ersten Teiles mitgeteilte Beobachtungen zu erklären. Es sind folgende:

1. Zellen, welche nicht mehr ihre vollständige Breite besitzen, zeigen in der Breite eine stärkere Verkürzung als ganze Zellen;
2. Die Zellen verkürzen sich relativ umso stärker, je höher sie im Verhältnis zu ihrer Breite sind.

Ad 1. Es ist klar, daß diese Verkürzung nur größer scheint, denn es ist nicht einzusehen, wie die Kontraktionsfähigkeit der Membran durch das Zerreißen sollte zugenommen haben.

Zur Erklärung dienen die beigegebenen schematischen Figuren, bei welchen der Querschnitt der Zelle als reguläres Sechseck angenommen ist und welche eine Projektion auf die Locularwand darstellen. Die einfachen ausgezogenen Linien sind dünne Membranen, die doppelten = Fasern; letztere sind ver-

hältnismäßig viel zu dünn gezeichnet. Die Zellen sollen jeweilen mit der Fläche A B bezw. A_1 B_1 dem Objektträger aufliegen; ihre im Mikroskop erscheinende Breite läßt sich dann darstellen durch die beigefügte Projektion auf eine zu A B parallele Gerade.

Fig. 4a stelle eine unverletzte Zelle im wasserdurchtränkten Zustande dar und zwar an der Stelle ihrer größten Breite, weil sich hierauf auch alle früheren Messungen beziehen; ihre Breitekontraktion, die sich aus der der dünnen Membran (= 45 %) plus der der Fasern (= 15 %, vergl. Tab. 35a) zusammensetzt, sei zu 33 % angenommen. Da die Zelle unverletzt ist, wirkt die Kontraktion überall gleichmäßig; auch in der Projektion tritt ebenfalls eine Verkürzung ein um 33 %, denn

$$\left.\begin{array}{l} F'C' \text{ in Fig. 4a} = F'A' + A'B' + B'C' \\ \quad = {}^1/_2\, r + r + {}^1/_2\, r = 2\, r \\ F_1'C_1' \text{ in Fig. 4b} = F_1'A_1' + A_1'B_1' + \\ \quad B'_1C'_1 = {}^1/_3\, r + {}^2/_3\, r + {}^1/_3\, r = {}^4/_3\, r \end{array}\right\} \text{Verkürzung} = 33{,}33\ \%$$

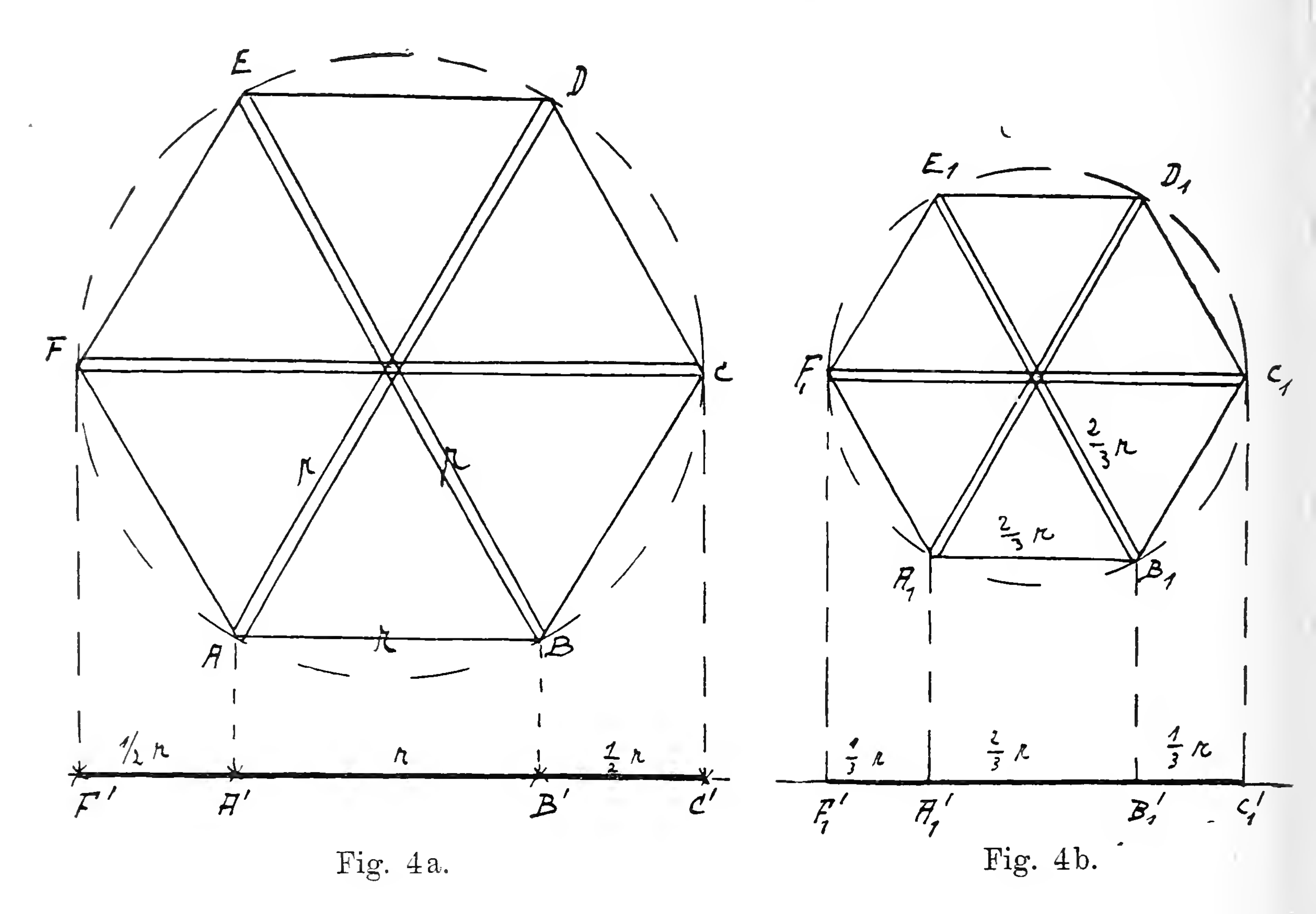


Fig. 4a. Fig. 4b.

Anders verhält es sich, wenn die Zelle nicht mehr ihre ursprüngliche Breite besitzt. Fig. 5a stellt eine Zelle dar, welche durch die Präparation die Membranen BC und CD, sowie ein entsprechendes Stück der Faser MC verloren hat. Dadurch fällt nun die Kraft weg, welche in der intakten Zelle die Fasern MD und MB in der Richtung DCB einander nähert und diese Fasern verkürzen deshalb ihre Sehne nur nach Maßgabe ihrer Eigenschrumpfung, welche ich der Einfachheit halber nach den Tabellen 37 und 38 = rund 10 % setze. In der Figur 5b sind deshalb diese Fasern auf

$^9/_{10}$ verkürzt. Die Membranen verkürzen sich normal, sind also in Fig. 5b sämtlich $^2/_3\ r$ gezeichnet.

Ebenso werde die Sehnenverkürzung der Fasern ME, MF, MA durch die noch vorhandenen Membranen zu $^1/_3$ angenommen. In der Zeichnung setze ich der Einfachheit halber voraus, daß der Punkt M seine Lage und die Faser MF ihre Richtung nicht ändere. Die Figur 5b veranschaulicht dann die Form der Zelle nach der Verkürzung.

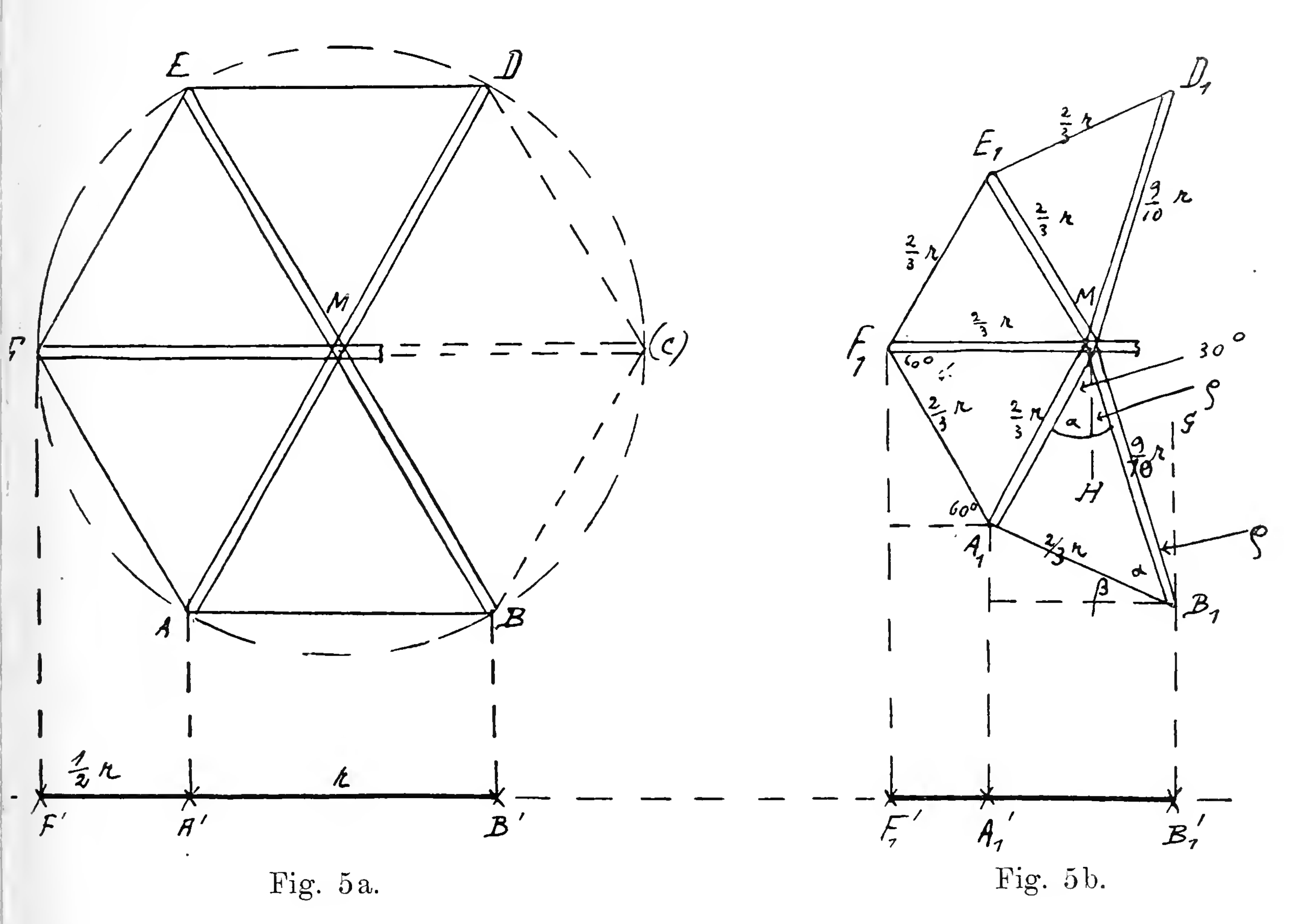


Fig. 5a. Fig. 5b.

Die Horizontalprojektion berechnet sich wie folgt:

Fig. 5a: $F'B' = F'A' + A'B' = r + {}^1/_2\, r = 1{,}5\, r$

Fig. 5b: $F_1'B_1' = F_1'A_1, + A_1'B_1'$

$F_1'A_1' = {}^2/_3\, r \cos 60^0 = {}^1/_3\, r = 0{,}333\, r$

$A_1'B_1' = {}^2/_3\, r \cos \beta$. Nach dem Kosinussatz ist

$$\cos \alpha = \frac{({}^2/_3\, r)^2 + ({}^9/_{10}\, r)^2 - ({}^2/_3\, r)^2}{2 \,.\, {}^2/_3\, r \,.\, {}^9/_{10}\, r} = \frac{81}{100} : \frac{12}{10} = \frac{81}{100} \cdot \frac{10}{12} = \frac{27}{40}$$

$\alpha = 47^0\, 32'\, 40''$ $\quad \varrho = \alpha - 30^0 = 17^0\, 32'\, 40''$

$\beta = 90^0 - \alpha - \varrho = 90^0 - 65^0\, 5'\, 20'' = 24^0\, 54'\, 40''$

$A_1'B_1' = {}^2/_3\, r \cos 24^0\, 54'\, 40'' = 0{,}67 \,.\, 0{,}907\, r = 0{,}607\, r$

$F_1'B_1' = 0{,}333\, r + 0{,}607\, r = \mathbf{0{,}94}\, r$

Die scheinbare Verkürzung verletzter Zellen ist demnach $1{,}5 - 0{,}94 = 0{,}56$, d. h. $37{,}33\,^0/_0$, während sie bei unverletzten Zellen unter denselben Bedingungen nur $33{,}33\,^0/_0$ beträgt. Dieser

Befund stimmt mit den Messungen an isolierten Zellen völlig überein; so ist nach Tabelle 11 z. B. für *Lilium Martagon* die mittlere Verkürzung unverletzter Zellen 33,40 %, diejenige der verletzten 38,61 %.

Hierher gehört auch die Beobachtung, die ich wiederholt zu machen Gelegenheit hatte bei Zellen, die zwar ihre ursprüngliche

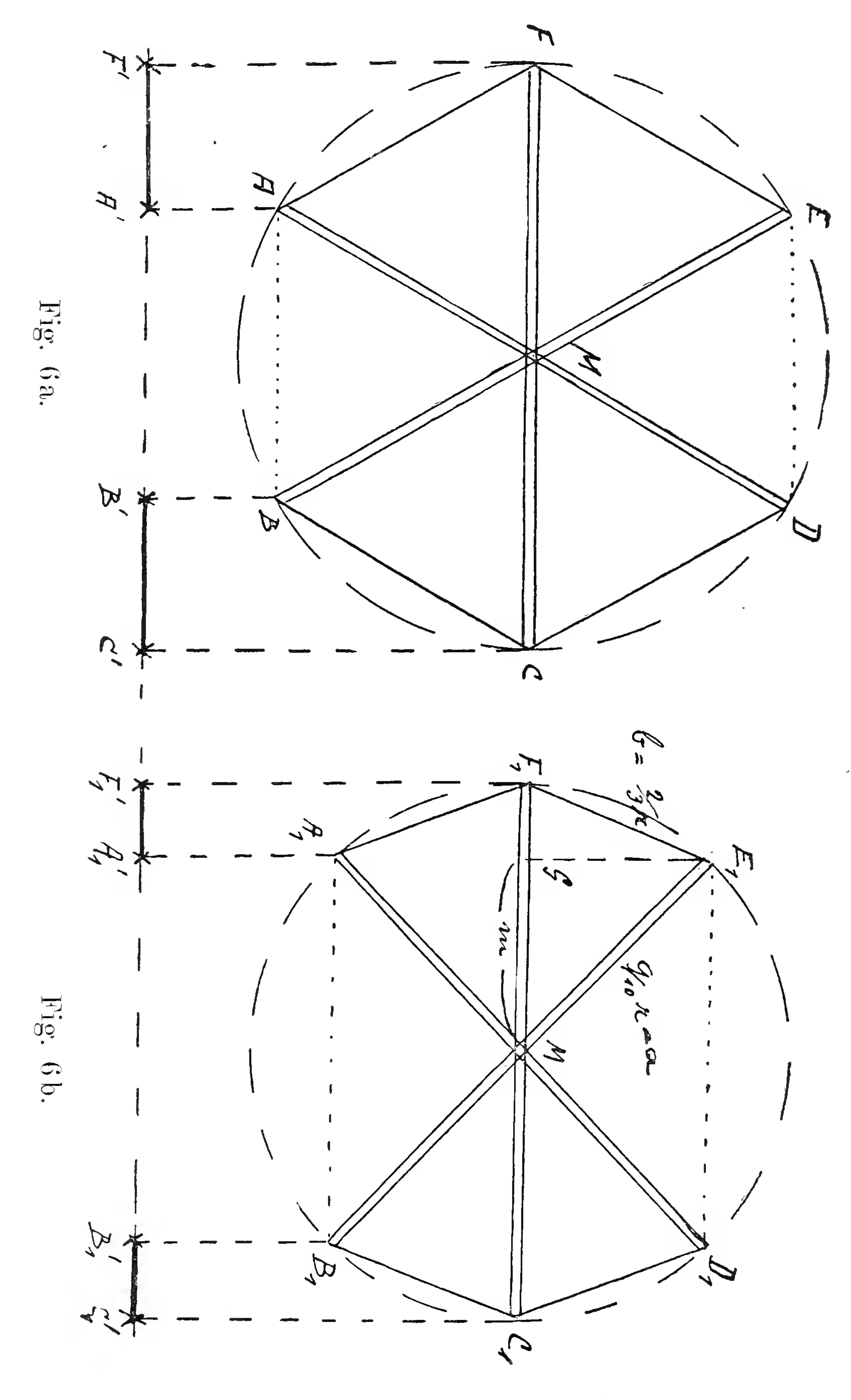


Fig. 6a.

Fig. 6b.

Breite noch besaßen, bei denen aber die dünne Membran zwischen zwei gegenüberliegenden Fasern zerrissen war, wie die Fig. 6a darstellt. Der Abstand dieser Fasern war nach dem Austrocknen größer, während die intakt gebliebenen Membranteile stärker verkürzt erschienen. Auch dieses Verhalten erklärt sich ohne weiteres aus der größeren Schrumpfung der dünneren Membran.

In Fig. 6a seien die Membranen AB und DE zerrissen; die Projektion des entsprechenden Abstandes der Fasern im wasserdurchtränkten Zustand ist $A'B' = r$. Die Kraft, welche die Sehne der Faser FC über rund 10% hinaus kontrahiert, ist aufgehoben; FC ist deshalb in Fig. 6b nur um 10% kürzer gezeichnet. Da sich aber die noch vorhandenen Membranen tangential um 33,33% verkürzen, müssen, weil die Punkte F_1 und C_1 (Fig. 6b) sich nicht mehr nähern, die Abstände AB und DE sich vergrößern. Unter den angegebenen Bedingungen erhält man (Fig. 6b):

$$\overline{E_1 G}^2 = \overline{E_1 M}^2 - \overline{G M}^2 = \overline{E_1 F_1}^2 - \overline{G F_1}^2$$

$$a^2 - m^2 = b^2 - (a-m)^2 = b^2 - a^2 + 2\,a\,m - m^2$$

$$G\,M = m = \frac{2\,a^2 - b^2}{2\,a}$$

$$G\,M = \frac{r^2\left(2\,.\,\frac{81}{100} - \frac{4}{9}\right)}{r\,.\,2\,.\,\frac{9}{10}} = \left(\frac{81}{50} - \frac{4}{9}\right).\,\frac{5}{9}\,.\,r = \frac{529}{810}\,r = 0{,}653\,r$$

Der Abstand AB = 1 ist also nach der Verkürzung = 1,306; er ist um 30% größer geworden. So erklären sich ohne weiteres die in Frage stehenden wiederholten Beobachtungen, über welche ich im I. Teile (S. 132) berichtete.

Ad 2. Es ist klar, daß der Widerstand, welchen die Fasern leisten, bei den Griff-, Stuhl- und Bankzellen an der Locularwand am größten ist, weil dort die Fasern zu einer mehr oder weniger großen Platte zusammenschließen. Die im 1. Kapitel untersuchten Zellen gehören ausnahmslos zu den Griffzellen und ich habe im 1. Kapitel des I. Teiles nachgewiesen, daß die relativ höheren Zellen sich auch relativ stärker kontrahieren. Es soll hier eine Erklärung dieses Verhaltens versucht werden.

Fassen wir eine tangentiale U-Faser mit dünner Membran ins Auge, so ist klar, daß die Sehnenverkürzung umso größer sein muß, je länger die Schenkel sind; denn die Schenkel wirken wie Hebelarme, deren Drehpunkt in der Nähe des Bodens der U-Faser liegt.

Zu demselben Resultate gelangt man, wenn man, in Übereinstimmung mit den tatsächlichen Verhältnissen, die Locularwand der Faserzellen als Widerstand, ihre Seitenwand dagegen als Kraft auffaßt. Um dies zahlenmäßig nachzuprüfen, betrachte ich die Faserzellen als Zylinder; der Boden bedeutet den Widerstand, der Mantel die Kraft. Die obere Kreisfläche des Zylinders, welche der Epidermalwand entspricht, kann vernachlässigt werden, trotzdem sich die Epidermalwand ebenso stark verkürzt, wie die Seitenwand. Doch dürfte diese Verkürzung kaum aktiv an der Öffnung beteiligt sein; denn ich konnte an isolierten Zellen wiederholt beobachten, daß die Kontraktion dieselbe blieb, auch wenn die Epidermalwand durch die Präparation verletzt oder entfernt war. — Der Umstand, daß auch Fasern über den Mantel verlaufen, hindert nicht, ihn als Repräsentanten der Kraft aufzufassen, weil ja auch die Fasern in der Richtung der Membran sich verkürzen.

Unter Bezugnahme auf Tabelle 18 läßt sich nun das Verhältnis zwischen Widerstand (= W) und Kraft (= K) für die verschiedenen Grade der Breiteverkürzung berechnen: W = Boden = $r^2 \pi$; wobei r = halbe relative Breite der Zellen; K = Mantel = $2 r \pi$ h oder, da h (Höhe der Zellen) in Tabelle 18 immer gleich 1 gesetzt ist, K = $2 r \pi$.

Tabelle 46.

	Breiteverkürzung bis 30 Proz.				Breiteverkürzung 30—40 Proz.				Breiteverkürzung über 40 Proz.			
	Verhältnis von Breite zu Höhe	Boden (= W) $r^2\pi$	Mantel (= K) $2 r \pi$ [. h]	Verhältnis von W : K	Verhältnis von Breite zu Höhe	Boden (= W) $r^2 \pi$	Mantel (= K) $2 r \pi$	Verhältnis von W : K	Verhältnis von Breite zu Höhe	Boden (= W) $r^2 \pi$	Mantel (= K) $2 r \pi$	Verhältnis von W : K
Lilium cand.	0,73 : 1	0,13 π	0,73 π	1 : 5,62	0,63 : 1	0,10 π	0,63 π	1 : 6,30	0,49 : 1	0,06 π	0,49 π	1 : 8,[illegible]
Lil. Martag.	0,75 : 1	0,14 π	0,75 π	1 : 5,36	0,68 : 1	0,12 π	0,68 π	1 : 5,67	0,63 : 1	0,10 π	0,63 π	1 : 6,[illegible]
Tulipa Gesn.	1,22 : 1	0,37 π	1,22 π	1 : 3,29	1 : 1	0,25 π	π	1 : 4,00	0,94 : 1	0,22 π	0,94 π	1 : 4,[illegible]
Passifl. coer.	0,96 : 1	0,23 π	0,96 π	1 : 4,17	0,84 : 1	0,17 π	0,84 π	1 : 4,71	0,77 ; 1	0,15 π	0,77 π	1 : 5,[illegible]
Hemer. flava	0,88 : 1	0,18 π	0,88 π	1 : 4,63	0,84 : 1	0,17 π	0,84 π	1 : 4,71	0,63 : 1	0,10 π	0,63 π	1 : 6,[illegible]
			Mittelwerte:	1 : 4,61				1 : 5,08				1 : 6,[illegible]

Es ergibt sich somit, daß mit abnehmender relativer Breite der Zellen auch das Verhältnis von Kraft zu Widerstand für die erstere günstiger wird, woraus sich die beobachtete und in den Tabellen 13—18 zahlenmäßig belegte Tatsache erklärt, daß die Zellen umso weniger sich verkürzen, je breiter sie im Verhältnis zu ihrer Höhe sind. So war für die Zellen, die sich weniger als 30 % verkürzten, das Verhältnis Widerstand zu Kraft = 1 : 4,61 für jene dagegen, deren Breitekontraktion über 40 % betrug = 1 : 6,52;

5. Kapitel. Beziehungen zwischem dem Bau der Antherenklappen und ihrer Funktion beim Öffnungsvorgang.

Der im obigen dargelegte Verlauf der hygroskopischen Öffnung der Antheren, wobei die dünnen Membranen als in erster Linie wirksame Kraft, die Fasern besonders im locularen Teil als Widerstand zusammenwirken, gilt vor allem für Griffzellen, da ja die untersuchten Zellen ausschließlich solche waren. Ihnen reihen sich die Bank- und Stuhlzellen an; bei allen drei Typen der Ausbildung vereinigen sich die Fasern auf der Locularseite zu einem festen Widerlager.

Wie es sich mit den Ring- und Schraubenzellen verhält, habe ich nicht untersucht. Tatsächlich erscheint bei diesen Zellen, sofern die hygroskopische Öffnung bei ihnen auf demselben Prinzip beruhen soll, wie bei den Griffzellen, die Anordnung der verdickten Teile für eine ausgiebige Öffnungsbewegung bedeutend weniger günstig, als bei diesen. Es ist nun auch wirklich die Öffnung und Verkürzung, z. B. der *Iris*-Antheren, durchaus nicht so charakteristisch und weitgehend, wie etwa bei *Tulipa* und *Lilium*; sie dürfte auf einem Zusammenwirken der einzelnen Faserzellschichten beruhen; denn alle angeführten Beispiele von Antheren mit Ring-

und Schraubenzellen haben mehrere Schichten von Faserzellen. Colling fand bei den 9 von ihm untersuchten Antheren, deren Endothecium aus nur einer Schicht von Ring- oder Schraubenzellen besteht, beim Austrocknen keine „Biegung“ weder der einzelnen Zellen noch der ganzen Klappe (Colling, S. 33). Eine geringe Biegung wies dagegen *Duchesnia indica* auf, die ebenfalls eine einzige Schicht von Schraubenzellen besitzt; doch sind bei ihr die Windungen vielfach unterbrochen und zwar auf der Epidermalwand öfter, als auf der Locularwand. — Im übrigen bedarf der Öffnungsmechanismus der Antheren mit Ring- und Schraubenzellen noch spezieller, eingehender Studien.

Einfacher sind die Verhältnisse bei den Griffzellen und überhaupt bei denjenigen Zellen, deren Fasern sich auf der Lokularwand fest verbinden. Dieser Typus ist auch der bei weitem häufigste; so fand Kuhn (1898, S. 67), der die Endothecien von 764 Arten untersuchte,

Griffzellen	bei 299 Arten	= 45,5 %	61,2 %
Bankzellen	bei 103 Arten	= 15,7 %	
Ringfasern	bei 149 Arten	= 22,7 %	38,8 %
U-Klammern	bei 47 Arten	= 7,2 %	
Spiralfasern	bei 37 Arten	= 5,6 %	
Netzfasern	bei 22 Arten	= 3,3 %	

Bei 61,2 % aller von Kuhn untersuchten Arten bilden die Fasern auf der Locularwand ein festes Widerlager; unter diesen sind die Griffzellen der weitaus häufigste Typus.

Die von mir untersuchten Griffzellen zeigen weitgehende Übereinstimmung in der Anordnung und Ausbildung der Zellteile mit ihrer jeweiligen Funktion. Besonders deutlich zeigt sich dies im physikalischen Verhalten der Fasern; die Unterschiede der durch die Schrumpfung hervorgerufenen Veränderung ihrer Form in den einzelnen Richtungen sind der Funktion der Fasern beim Öffnungsvorgang gut angepaßt. So ist die Schrumpfung in den Locularpartien gering und nimmt gegen die Epidermis hin zu. Zweckmäßig sind auch die Unterschiede in der Quellbarkeit in Rücksicht auf den Querschnitt der Fasern. Sie ist gegen das Zellinnere hin größer als außen, so daß die Fasern eine Eigenbewegung im Sinne der Öffnung ausführen, welche etwa ein Viertel der gesamten Öffnungsbewegung ausmacht. Außerdem kontrahieren sich die Fasern um einen nicht unbedeutenden Betrag (15 %) in derjenigen Richtung, in welcher die Schrumpfung der dünnen Membran verläuft, so daß sie diese unterstützen. Dagegen erfolgt die Zunahme der Faserdicke beim Austrocknen in der Richtung des Zellradius nach innen, so daß durch sie die Öffnungsbewegung nicht gehindert ist.

Außer im Bau der einzelnen Zellen finden sich auch in ihrer Anordnung Verhältnisse, die sich, in Rücksicht auf die Funktion, gut verstehen lassen. Ich habe bereits im 1. Kapitel des I. Teiles darauf hingewiesen, daß die relativ höheren Zellen, denen auch

ein stärkeres Kontraktionsvermögen zukommt, gegen das Konnektiv zu häufiger werden. Es bietet Interesse, die Arbeit Kuhns durchzusehen, ob nicht ähnliche Verhältnisse bei andern Antheren sich finden. Kuhn hatte keine Veranlassung, auf diesen Umstand näher einzugehen; um so interessanter ist es, daß er bei einer Reihe von Antheren das Zunehmen der relativ hohen Zellen gegen das Konnektiv konstatiert, so bei den *Berberidaceae* (S. 20), *Magnoliaceae* (S. 21), *Connaraceae* (S. 27), *Melianthaceae* (S. 33), *Turneraceae* (S. 38), *Oliniaceae* (S. 39), *Erythraea Centaurium* (S. 50), *Monechma arenicola* (S. 60). Doch hat Kuhn auch Antheren gefunden, bei welchen die Zellen gegen das Konnektiv hin breiter werden, so *Garrya laurifolia* (S. 43), *Armeria elongata* und *Ceratostigma plumbaginoides* (S. 45). Doch ist das erste Verhältnis jedenfalls ungleich häufiger und darf wohl als ein ziemlich allgemein verbreitetes Bauprinzip angesehen werden. Hierdurch wird gerade gegen das Konnektiv zu die Aktivität gesteigert und die Öffnungsbewegung entsprechend gefördert.

Bei Klappen, welche aus mehreren Schichten von Faserzellen bestehen, ist auffallend, daß die Zellen in den einzelnen Schichten um so niedriger werden, je weiter die Schichten von der Epidermis abstehen. Colling, der als erster auf diesen Umstand aufmerksam macht, bemerkt (S 48): „Gewöhnlich sind die Zellen der inneren Schicht kleiner, als die der äußeren, behalten aber dieselbe Zahl der Fasern. Dadurch wird offenbar für eine gleichlange Strecke der Antherenwand die Faserzahl der Innenschicht größer, als die der Außenschicht, da ja auf jener Strecke eine größere Anzahl der kleineren Zellen Platz hat. In den Wänden der Außenschicht ist also mehr kontraktionsfähige Membran, als in der der innern, was eben ein Auswärtsbiegen der Klappen im Gefolge hat.“ Colling geht hier von der Ansicht aus, daß den Fasern keine Eigenschrumpfung zukomme. Es hat sich gezeigt, daß dies nicht zutrifft; doch ist die Schrumpfung der Fasern in der zur Zelle tangentialen Richtung etwa dreimal kleiner, als die der dünnen Membran selbst, so daß der Ansicht Collings eine gewisse Berechtigung zukommt, da die Menge der weniger kontraktilen Wandsubstanz in den inneren Faserzellschichten größer ist, als in den äußeren.

Ein zweiter Grund, weshalb sich die innere Schicht (im Interesse einer möglichst ausgiebigen Öffnungsbewegung) weniger stark kontrahiert als die äußere, liegt darin, daß sie (abgesehen von den Ring- und Schraubenzellen) an die den Widerstand darstellende, erheblich verdickte Locularwand der weiter außen liegenden Schicht angrenzt. So wird die innere Schicht durch die äußere an der Kontraktion gehindert.

Damit ist aber ein Vorteil im Sinne der Öffnung noch nicht erreicht, denn die Locularwand der äußersten Schicht muß dann ein Widerlager bilden nicht bloß gegen die Kontraktion der eigenen dünnen Membran, sondern auch gegen die der unter ihr liegenden Schichten. Einen Vorteil bietet die Mehrschichtigkeit nur dann,

wenn die inneren Schichten an sich weniger sich kontrahieren als die äußeren.

Einen Grund, weshalb dieses letzte tatsächlich zutrifft, hat Colling namhaft gemacht; ein anderer Grund liegt darin, daß die Zellen nach innen kleiner werden, aber nicht gleichmäßig in allen Dimensionen, sondern in der Höhe mehr, als in der Breite; wenigstens läßt sich dies bei *Tulipa* ohne Mühe konstatieren. Als Beleg benütze ich die Zahlenangaben Schneiders, welcher die Zelldimensionen in den einzelnen Schichten gemessen hat (S. 15). Er fand in der mehrschichtigen Partie, die sich bei *Tulipa* regelmäßig in der Nähe der Naht findet, von außen nach innen in der

Schicht	Zellbreite	Zellhöhe	Breite : Höhe
1. Schicht:	Zellbreite = 62 μ,	Zellhöhe = 55 μ;	Breite : Höhe = 1,13 : 1
2.	73	54	1,35 : 1
3.	67	43	1,56 : 1
4.	85	38	2,23 : 1
5.	54	31	1,74 : 1

Das Verhältnis Breite : Höhe nimmt also nach innen zugunsten der Breite regelmäßig zu.

Eine andere Angabe Schneiders betrifft Zellen einer normalen Doppelschicht; *a, b, c* liegen neben einander; *a* hinter *a, b* hinter *b, c* hinter *c*.

	Zelle:	breit:	hoch:	Breite : Höhe	
Äußere Schicht	a	77 μ	56 μ	1,36 : 1	Mittleres Verhältnis 1,29 : 1
	b	80 μ	56 μ	1,41 : 1	
	c	74 μ	68 μ	1,09 : 1	
Innere Schicht	a	51 μ	40 μ	1,28 : 2	Mittleres Verhältnis 1,52 : 1
	b	67 μ	29 μ	2,46 : 1	
	c	24 μ	29 μ	0,83 : 1	

Es nimmt also auch hier in der inneren Schicht im Vergleich zur äußern die Breite im Verhältnis zur Höhe der Zelle zu, wodurch, wie ich im 1. Kapitel des I. Teiles konstatiert und im 4. Kapitel des II. Teiles begründet habe, die Aktivität abgenommen hat. Daß hierdurch das Zurückschlagen der Klappe begünstigt wird, ist selbstverständlich.

Das Prinzip, relativ weniger hohe Zellen in den innern Schichten auszubilden, ist nun bei den Antheren sehr verbreitet. Colling (S. 48) fand es bei *Gladiolus, Tulipa Gesneriana, Thylachium panduriforme, Vanda tricolor var. suavis, Colchicum autumnale, Hedychium flavescens;* Kuhn bei *Butomus umbellatus* (S. 4), *Maximiliana catalina* (S. 6), *Calectasia cyanea* (S. 10 und Fig. 5d, S. 8), *Alpinia nutans* (S. 12), *Moringa pterygosperma* (S. 24), bei den 8 untersuchten Arten der Gattung *Chironia* (S. 48 mit Fig. 28B), *Lisianthus ovalis* (S. 49), *Exacum bicolor* (S. 49), *Cobea scandens* (S. 52), *Physalis Alkekengi* (S. 56).

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

I. Über die Grösse des Kohäsionszuges des Füllwassers und der Hygroskopizität der Zellwände in den Faserzellen von Antheren.

1. Die definitive Verkürzung isolierter Zellen und entsprechend auch die Öffnung der Antheren beruht auf Schrumpfung und nicht auf Kohäsion; die Leistungsfähigkeit der letzteren ist zu gering, um die Öffnung zu verursachen, und sie ist vor allem nicht notwendig. (1. Kapitel.)
2. Aus der Prüfung des Luftgehaltes der Antheren während der verschiedenen Stadien der Öffnung ergibt sich, daß eine nennenswerte Beteiligung der Kohäsion an der Öffnungsbewegung nur denkbar ist bis zur Geradstreckung der Klappen; nachher überwiegt die Schrumpfung an Leistungsfähigkeit. (2. Kapitel.)
3. Kohäsionsfalten kommen nicht vor; vorhandene Falten sind unabhängig von jedem Wasserverlust entstanden und zwar durch abnormale Ausbildung von Fasern. (3. Kapitel.)
4. Dünne Querschnitte mit nur angeschnittenen Zellen öffnen sich beim Austrocknen normal, wenn Membranen parallel zur Schnittrichtung in genügender Anzahl vorhanden sind. (4. Kapitel.)
5. Bei Ausschaltung der Kohäsion durch Unterbrechung des Schließprozesses wird die Öffnung nicht gehindert. (5. Kapitel.)
6. Die Vakuummethode Steinbrincks und die Methode der Öffnung durch wasserentziehende Lösungen (Hannig) sind zur Feststellung eines Kohäsionsmechanismus nicht geeignet. (6. und 7. Kapitel.)

II. Über den hygroskopischen Öffnungsmechanismus der Antheren.

1. Veränderungen des Volumens der Fasern beim Austrocknen (2. Kapitel):
   a) im Querschnitt:
      α) parallel der dünnen Membran: Verkürzung um ca. 15 %;
      β) senkrecht zur dünnen Membran: Verdickung um ca. 25 %;
   b) in der Länge (Fasern U-förmig gekrümmt):
      α) Sehne: Verkürzung um ca. 10 %:
      β) Pfeilhöhe: Verlängerung in dem der Locularwand angrenzenden Drittel; weiter gegen die Epidermis zu Verkürzung; im ganzen eine Verkürzung um ca. 5 %.
2. Schrumpfung der dünnen Membran (3. Kapitel):
   a) quer zu den Fasern = 45 %;
   b) längs den Fasern übereinstimmend mit der der Fasern (siehe oben b β).

   Die Verkürzung quer zu den Fasern ist dieselbe, ob diejenige der Fasern (siehe oben b α) mitwirkt oder nicht.

3. Demnach sind die dünnen Membranen fünfmal stärker aktiv als die Fasern, und ihnen ist in erster Linie die Öffnung zuzuschreiben; die Fasern wirken besonders an der Loculárwand als Widerstand.

4. Aus den hier angegebenen Zahlenwerten für die Kontraktion der dünnen Membran und der Fasern erklären sich folgende Beobachtungen an Griffzellen (4. Kapitel):
   a) Zellen, welche nicht mehr ihre vollständige Breite besitzen, sowie solche mit einem Riß parallel zu den Fasern, zeigen eine stärkere Verkürzung (scheinbar), als ganze Zellen.
   b) die Zellen verkürzen sich um so stärker, je höher sie im Verhältnis zu ihrer Breite sind.

5. Beziehungen zwischen dem Bau der Antherenklappen und ihrer Funktion beim Öffnungsvorgang (5. Kapitel).
   a) Der Bau der einzelnen Zellen zeigt günstige Verhältnisse für die Öffnung durch
      α) die Quellungsunterschiede zwischen der dünnen Membran und den Fasern bes. im locularen Teile;
      β) die Quellungsunterschiede in den Fasern selbst in den verschiedenen Richtungen;
   b) ebenso die Anordnung der Faserzellen in der Klappe:
      α) die Zahl der relativ hohen Zellen nimmt gegen das Konnektiv hin zu;
      β) in mehrschichtigen Klappen sind die Zellen der inneren Schichten absolut und relativ weniger hoch, als die der äußern.

6. Auf die unter 3. angegebene Weise läßt sich die Öffnung aller Antheren erklären, deren Fasern auf der Locularseite zu einem festen Widerlager sich vereinigen. Die Öffnung jener Antheren, bei denen dies nicht zutrifft (Ring- und Schraubenzellen, Zellen mit U-Klammern usw.), geht vielleicht nach denselben Hauptzügen vor sich; doch müssen dabei noch andere Ursachen mitwirken, welche spezieller Untersuchungen bedürfen. Dasselbe gilt für die poriciden Antheren.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1911 und 1912 im botanischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz) ausgeführt. Dem Vorsteher des genannten Institutes, Prof. Ursprung, welcher mich zu dieser Arbeit anregte und ihrem Fortgang lebhaftes Interesse und bereitwillige Unterstützung entgegenbrachte, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

Literaturübersicht.

a) Originalarbeiten.

1808.

Mirbel, Observation sur un système d'anatomie comparée des végétaux, fondé sur l'organisation de la fleur. (Mémoires de la classe des sciences math. et phys. de l'Institut de France.)

1830.

Purkinje, J. E., De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis commentatio phytotomica. Vratislaviae.

Mohl, H. v., Über die fibrösen Zellen der Antheren. (Flora. Ein Auszug aus dieser Arbeit findet sich in H. v. Mohl, Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845. S. 64 ff.)

1835.

Mirbel, Complément des observations sur le marchantia polymorpha suivi de recherches sur les métamorphoses des utricules et sur l'origine, les developpements et la structure de l'anthère et du pollen des végétaux phanérogames. (Mémoires de l'Institut de France. XIII.)

1870.

Chatin, A., Causes de la déhiscence des anthères. (Comptes rendus de l'Academie des Sciences. Tome 70.)

— De l'anthère, recherches sur le developpement, la structure et les fonctions de ses tissus. Paris.

1879.

Prantl, K., Die Mechanik des Ringes am Farnsporangium. (Tageblatt der Naturforscherversammlung zu Baden-Baden. S. 213 ff. Unverändert abgedruckt in Justs Botan. Jahresbericht. VII. Abt. 1. S. 417 f.)

Reinke, J., Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen. (Hansteins botan. Abhandlungen. Bd. 4. Heft 1.)

1883.

Schinz, H., Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Dissertation. Zürich.

1885.

Schrodt, J., Das Farnsporangium und die Anthere. (Flora.)

— Der mechanische Apparat zur Verbreitung der Farnsporen. (Berichte der D. B. G. Bd. 3. S. 396 ff.)

Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. (Annales de Sciences naturelles, Botanique. Série VII. Tome I. Paris.)

1886.

Prantl, K., Die Mechanik des Ringes am Farnsporangium. (Ber. der D. B. G. Bd. 4. S. 42 ff.)

1887.

Schwendener, S., Über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. (Sitzungsber. der K. pr. Ak. d. W. zu Berlin. S. 669 ff. In „Gesammelte Mitteilungen". Bd. I. S. 319 ff.)

Schrodt, J., Neue Beiträge zur Mechanik der Farnsporangien. (Flora.)

1888.

Schrodt, J., Beiträge zur Öffnungsmechanik der Cykadeen-Antheren. (Flora.)

Steinbrinck, C., Über die Abhängigkeit hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur. (Ber. der D. B. G. Bd. 6. S. 385—398.)

Hofmeister, F., Zur Lehre von der Wirkung der Salze. Dritte Mitteilung: Über die wasserentziehende Wirkung der Salze. (Archiv für experim. Path. und Pharm. Bd. 25. S. 1—30.)

1890.

Hofmeister, F., Zur Lehre etc. Fünfte Mitteilung: Untersuchungen über den Quellungsvorgang. (Arch. f. exp. Path. und Pharm. Bd. 27. S. 395—413.)

1891.

Hofmeister, F., Zur Lehre etc. Sechste Mitteilung: Die Beteiligung gelöster Stoffe an Quellungsvorgängen. (Arch. f. exp. Path. und Pharm. Bd. 28. S. 210—238.)

Steinbrinck, C., Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. (Flora.)

1895.

Steinbrinck, C., Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbehältern. (Botanisch Jaarboeck. VII. Dodonaea, Gent.)

— Zur Öffnungsmechanik der Blütenstaubbehälter. Vorläufige Mitteilung. (Ber. der D. B. G. Bd. 13. S. 55—61.)

1896.

Volbehr, Untersuchungen über die Quellung der Holzfaser. Dissertation. Kiel.

1897.

Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran. (Botan. Centralblatt. Bd. 72. S. 49—54 u. 85—91.)

Steinbrinck, C., Zur Kritik von Bütschlis Anschauungen über die Schrumpfungs- und Quellungsvorgänge in der pflanzlichen Zellhaut. (Ber. der D. B. G. Bd. 15. S. 29—33.)

— Der Öffnungs- und Schleudermechanismus des Farnsporangiums. (Ebenda. S. 86—90.)

Schrodt, J., Die Bewegung der Farnsporangien, von neuen Gesichtspunkten aus betrachtet. (Ebenda. S. 100—106.)

Pascheles, W. (Pauli), Untersuchungen über den Quellungsvorgang. (Archiv für die gesamte Physiologie, herausgegeben von E. F. W. Pflüger. Bd. 67. S. 219—239.)

1898.

Pascheles, W., Versuche über Quellung. Zweite Mitteilung. (Pflügers Archiv. Bd. 71. S. 333—356.)

Brodtmann, F., Über die Funktion der mechanischen Elemente beim Farnsporangium und bei der Anthere. Dissertation. Erlangen.

Kamerling, Z., Oberflächenspannung und Cohaesion. (Bot. Centralbl. Bd. 73. S. 369 ff., 439 ff., 465 ff.)

Steinbrinck, C., Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen in Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? (Ber. der D. B. G. Bd. 16. S. 97—103.)

1899.

Schwendener, S., Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. (Sitzungsber. der K. pr. Ak. d. W. zu Berlin. S. 101—107.)

Steinbrinck, C., Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. (Schwendener-Festschrift. S. 165—183.)

— Über elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmaßliche Saugwirkung gedehnten Wassers. (Ber. der D. B. G. Bd. 17. S. 99 - 112.)

— Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen. (Ber. der D. B. G. Bd. 17. S. 170—178.)

— Über die Verdrängung der Luft angeschnittener Pflanzenzellen durch Flüssigkeiten. (Ebenda. S. 326—330.)

1900.

Steinbrinck, C., Zur Frage der elastischen Schwellung von Pflanzengeweben. (Ber. d. D. B. G. Bd. 18. S. 48—53.)

— Zur Terminologie der Volumveränderung pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Flüssigkeitsgehalt. (Ebenda. S 217—224.)

— Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfelung? (Ebenda. S. 275—285.)

— Über die Grenzen des Schrumpfelns. (Ebenda. S. 386—396.)

1901.

Schrodt, Zur Öffnungsmechanik der Staubbeutel. (Ber. der D. B. G. Bd. 19. S. 483—488.)

Steinbrinck, C., Über Auftreten und Wirkungen negativer Flüssigkeitsdrucke in Pflanzenzellen. (Physikal. Zeitschr.)

— Zum Öffnungsproblem der Antheren. (Ber. der D. B. G. Bd. 19. S. 552—556.)

1902.

Schwendener, S., Über den Öffnungsmechanismus der Makrosporangien von *Selaginella*. (Sitzungsber. der K. pr. Ak. d. W. zu Berlin. S. 1086 - 59.)

Steinbrink, C., Über den Schleudermechanismus der *Selaginella*-Sporangien. (Ber. d. D. B. G. Bd. 20. S. 117—128.)

1903.

Ursprung, A., Der Öffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38. S. 635—666.)

Steinbrinck, C., Kohäsions- und hygroskopischer Mechanismus. Bemerkungen zu Ursprungs Abhandlung: „Der Öffnungsmechanismus . . . .“ (Ber. der D. B. G. Bd. 21. S. 217—229.)

— Versuche über die Luftdurchlässigkeit der Zellwände von Farn- und *Selaginella*-Sporangien, sowie von Moosblättern. (Flora. Bd. 91. S. 102—131.)

1904.

Ursprung, A., Beiträge zum Bewegungsmechanismus einiger Pteridophytensporangien. (Ber. der D. B. G. Bd. 22. S. 73—84.)

1905.

Colling, J. F., Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel. Dissertation. Berlin.

Steinbrinck, C., Einführende Versuche zur Kohäsionsmechanik von Pflanzenzellen, nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen. (Flora. Bd. 94. S. 464—477.)

1906.

Steinbrinck, C., Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. (Biol. Centralbl. Bd. 26. S. 657 ff., 721 ff.)

Ursprung, A., Über den Bewegungsmechanismus des *Trichia*-Capillitiums. (Ber. der D. B. G. S. 216 ff.)

1908.

Kuhn, E., Über den Wechsel der Zelltypen im Endothecium der Angiospermen. Dissertation. Zürich.

Schneider, J. M., Der Öffnungsmechanismus der *Tulipa*-Anthere. Dissertation. Freiburg (Schweiz).

— Vorläufige Mitteilung. (Ber. der D. B. G. Bd. 26. S. 394—398.)

Steinbrinck, C., Über den Öffnungsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* u. einigen Drüsengräsern. (Ebenda. S. 399 - 412.)

1909.

Steinbrinck, C., Zu der Mitteilung von J. M. Schneider über den Öffnungsmechanismus der Tulpenanthere. (Ber. der D. B. G. Bd. 27. S. 1—10.)

Schneider, J. M., Zur ersten und zweiten Hauptfrage der Antherenmechanik. (Ebenda. S. 196 ff.)

Steinbrinck, C., Über den ersten Öffnungsvorgang bei Antheren. (Ebenda. S. 300 ff.)

1910.

Hannig, E., Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 47. S. 186 - 218.)

Steinbrinck, C., Über die Ursache der Krümmungen einiger lebender Achsenorgane infolge Wasserverlust. Erste Mitteilung. (Ber. der D. B. G. Bd. 28. S. 549 ff.)

Schmidt, W., Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter. Dissertation. Kiel. (Beihefte zum Botan. Centralbl. Bd. 26. S. 476—508.)

1911.

Steinbrinck, Über die Ursache etc. Zweite Mitteilung. (Ber. der D. B. G. Bd. 29. S. 334—347.)

Schneider, J. M., Über das Öffnen des Nahtgewebes der Antheren. (Ebenda. S. 406—416.)

b) Schriften allgemeinen Inhalts.

1828.

Meyen, F. J. F., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Inhalt der Pflanzenzellen. Berlin. S. 52 f.

1837 und 1839.

Meyen, F. J. F., Neues System der Pflanzenphysiologie. Berlin. Bd. I, S. 64 ff. Bd. II, S. 134 ff.

1838.

Treviranus, Physiologie der Gewächse. Bonn. Bd. II. S. 279—288.

1909.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig. S. 505 f.

Nachschrift. Zu S. 172.

Neue Untersuchungen über die Quellung von Gelatineplatten veröffentlichte nach Abschluß der vorliegenden Arbeit E. Lenk in „Die Bedeutung der Elektrolyte für Lebewesen“ (Die Naturwissenschaften, 1. Jahrg., 1913, S. 659 ff.; wie mir Dr. Lenk mitteilt, betrifft die genannte Veröffentlichung einen Teil seiner Habilitationsschrift, welche Oktober 1913 voraussichtlich in der „Biochemischen Zeitschrift“ erscheint). Zur Untersuchung kamen neutrale Chloride, so die des Na, K, Li, Ca, Mg, Ba, Hg, Fe in verschiedenen Konzentrationen $\left(\frac{m}{1000} \text{ bis } \frac{m}{1}\right)$. „Dabei stellte es sich heraus, daß die zur Untersuchung verwendete 20 prozentige Gelatine in den konzentrierten Salzlösungen stärker quoll, als in verdünnten,“ im Gegensatz zu den Resultaten, welche Wo. Ostwald mit trockener Gelatine erhalten hat. — Eine Anwendung dieses Ergebnisses auf die hier in Frage kommenden Versuche darf bei der Verschiedenheit der Objekte (Gelatine bezw. Membranen von Antherenfaserzellen) nur mit Vorsicht geschehen. Immerhin ist bemerkenswert, daß gerade die wasserhaltige Gelatine im Gegensatz zur trockenen in Salzlösungen (unter denen sich auch das von Hannig angewendete $MgCl_2$ befindet) um so stärker quillt, je konzentrierter die Lösungen sind (vgl. Lenk a. a. O., S. 660, Tab. I). Eine Analogie mit den Versuchen Hannigs, der seine Objekte aus Wasser in die Salzlösungen brachte, ist nicht zu verkennen.

Die Anatomie der Knospenschuppen in ihrer Beziehung zur Anatomie der Laubblätter.

Von

Eduard Brick

aus Crefeld.

Mit Tafel V und VI.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Arthur Meyer im botanischen Institut der hiesigen Universität vom Sommer-Semester 1911 bis zum Winter-Semester 1912/13 ausgeführt. Die Aufgabe war eine mehrfache, nämlich: 1. die bisher noch recht lückenhaften Kenntnisse der Anatomie der Knospenschuppen der Angiospermen auf Grund reichen Beobachtungsmaterials weiter zu fördern. Bezüglich der zweiten, der Hauptaufgabe, betont Herr Prof. Meyer besonders folgendes:

„Es fehlt uns eine vergleichende Anatomie der Hauptorgane Wurzel, Achse und Blatt der Angiospermen einerseits, und andererseits der ihnen ähnlichen Organe, die man von einem theoretischen Standpunkte aus auch als umgestaltete Hauptorgane bezeichnet hat. Eine Arbeit, welche früher unter meiner Leitung von Herrn Schlickum (Morph. und anatom. Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter) ausgeführt wurde, machte den Anfang zu einer exakten Lösung dieser Aufgabe. Die hier vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Laubblattes und der „laubblattähnlichen" Knospenschuppen liefern."

Die bisher in der Literatur vorliegenden vergleichend anatomischen Arbeiten beziehen sich meist auf die vergleichende Darstellung morphologisch gleichwertiger Hauptorgane untereinander[1]) oder den Hauptorganen ähnlicher Organe untereinander.[2]) Eine Arbeit, die dieselbe Tendenz verfolgt wie die vorliegende, ist die von Heidrich (Halle 1890). Heidrich vergleicht Laubblätter und Zwiebelschalen einiger Zwiebelgewächse, bringt aber im ganzen nur wenig ausführliche Darstellungen, und geht nicht weiter auf die Übergangsformen zwischen den einzelnen Blättern, noch auf die mikrochemische Struktur der verglichenen Gewebe ein.

---

[1]) z. B. Haberlandt, Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. (Pringhs Jahrb. 1882.) Ferner A. Prause, Beiträge zur Blattanatomie der Cupressineen. Diss., Breslau 1909 (Vergleich zwischen Jugend- und Altersblättern. Siehe auch die Literatur über Licht- und Schattenblätter).

[2]) z. B. L. Müller, Grundzüge einer vergl. Anatomie der Blumenblätter. (Nov. Act. Carol. Leop. 1893.) Ferner von Tavel, Die mechanischen Schutzeinrichtungen der Zwiebeln. Ber. d. d. bot. Ges. 1887 (Anatomie der Zwiebelschuppen).

Auf die zahlreichen vorliegenden Arbeiten und Bemerkungen, welche nur die äußerlich morphologischen Tatsachen bei der vergleichenden Betrachtung von Haupt- und Nebenorganen berühren, wollen wir hier nicht näher eingehen.

Herr Prof. Meyer wünschte also vor allem eine Klärung der Tatsachen, welche sich aus der Entwicklungsgeschichte der Knospenschuppen ergeben müssen, insofern als wir es mit „laubblattähnlichen“ Gebilden zu tun haben.

Es wurde jedesmal möglichst dasjenige Entwicklungsstadium der Blattanlage aufgesucht, auf welchem beide, Laubblatt und Knospenschuppe, übereinstimmen und von welchem aus die verschiedenartigen Weiterentwicklungen, einerseits zum fertigen Laubblatt, andererseits zur fertigen Knospenschuppe hin erfolgen. Um die Art und Größe der verschiedenartigen Ausgestaltung festzustellen, wurde die vergl. Untersuchung in zweierlei Weise ausgeführt. Zunächst wurden die Teile des sich entwickelnden Laubblattes, welches auf der Stufe der Entwicklung steht, auf der eine entsprechende Blattanlage direkt zur Knospenschuppe umgestaltet wird, verglichen mit der fertigen Knospenschuppe; ferner aber wurden diejenigen Teile des fertigen Laubblattes, als deren Umgestaltungen die Knospenschuppe betrachtet werden kann, mit der fertigen Knospenschuppe verglichen. Bei den einer monographischen Beschreibung unterzogenen Species wurden stets sämtliche Knospenschuppen der Knospe untersucht und damit zugleich einerseits die übereinstimmenden, andererseits die die aufeinanderfolgenden Schuppen unterscheidenden anatomischen Merkmale hervorgehoben.

Wir geben im folgenden auf Grund der bisherigen Literatur und der eigenen Untersuchungen zunächst eine Übersicht über die morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Knospenschuppen, ferner in einem weiteren Kapitel eine Darstellung der die Knospenschuppen betreffenden anatomischen Tatsachen. Weiter folgen Einzeluntersuchungen, und schließlich noch eine Darstellung über die die ganzen Knospen betreffenden Schutzeinrichtungen.

II. Morphologische Charakterisierung und die morphologischen Gruppen der Knospenschuppen.

Man kann die Anatomie der Knospenschuppen selbstverständlich nur vollkommen verstehen, wenn man auch ihre morphologische Entwicklungsgeschichte berücksichtigt, im Vergleich mit der Entwicklungsgeschichte des normalen Laubblattes, wie Goebel es zuerst ausführlich gemacht hat. Fast alle früheren Autoren, welche sich mit den Knospenschuppen beschäftigt haben, haben die Entwicklungsgeschichte außer Acht gelassen, und die Anatomie wesentlich vom Standpunkte der Physiologie aus untersucht. Wir wollen die morphologische Verschiedenheit der Knospenschuppen als erstes Prinzip ihrer Einteilung benutzen und

dann die dadurch erhaltenen verschiedenen Gruppen für sich vom anatomischen Gesichtspunkt aus weiter in Typen aufspalten, wobei wir dann sehen werden, daß zu verschiedenen morphologischen Gruppen gehörige Knospenschuppen auf ihren verschiedenen Entwicklungswegen zu ähnlicher anatomischer Ausbildung gelangt sind.

Daß die Knospenschuppen, wie Herr Prof. Meyer die Tatsache hypothesenfrei ausdrückt, „laubblattähnliche“ Organe sind — dem Laubblatt relativ ähnlich, sowohl in bezug auf den Ort ihrer Entstehung, als auch der morphologischen und anatomischen Entwicklungsgeschichte, und in ihrer definitiven Ausgestaltung —, ist schon lange einigermaßen bekannt. Ebenso ist die Tatsache schon früh bekannt, daß diese Ähnlichkeit mit dem Laubblatte nicht bei allen Knospenschuppen derselben Art ist, sondern daß hier entwicklungsgeschichtliche und daraus sich ergebende morphologische Verschiedenheiten herrschen.

So unterscheidet beispielsweise A. P. De Candolle (1828) je nach den verschiedenen Teilen der blattartigen Organe, welche die Knospen bilden: blättrige Knospen (bourgeons foliacés), blattstielige Knospen (b. pétiolaires), nebenblättrige Knospen (b. stipulacés), falls die Nebenblätter nicht mit dem Stiel verwachsen sind und Stützenknospen (b. fulcracés), wenn die Nebenblätter mit dem Blattstiel verbunden die Schuppen bilden. Bischoff (1833, p. 232 ff.) sagt: „Man kann meist sehr schön die stufenweise Umwandlung der reinen Blattform in die Gebilde der Knospendecke und zugleich die wahre Natur der letzteren erkennen. Nicht immer geht das ganze Blatt in die Knospendecke ein (syringa), oft ist die Knospendecke nur durch umgewandelte Blattstiele gebildet (aesculus), oder es nehmen Nebenblätter an der Bildung der Decke teil; oder endlich sind es die Nebenblätter allein, welche als Knospendecke auftreten, wobei sie manchmal ihr eigenes Mittelblatt schützen (fagus)“. Ferner sagt Schleiden (1846): „Wichtig sind die Knospen mit unterbrochener Vegetation. Die äußersten Blätter sind bei ihnen eigentümlich modifiziert. Man nennt sie Knospendecken (tegmenta) und unterscheidet nach ihrem Ursprung: tegm. foliacea, (fagus, aesculus), tegm. stipulacea (carpinus, corylus, betula), tegm. vaginalia (allium, lilium)“.

Duchartre (1876, 510) gibt wieder eine Einteilung in vier Gruppen: „Dans certains cas, les écailles ne sont pas autres chose, que des feuilles restées dans un état fort imparfait, comme dans le Lilas, le Myrtille etc.; on dit, ces bourgeons foliacés. Ailleurs c'est seulement la base de pétioles, qui s'est modifiée en écailles, ce qu'on indique par la dénomination de bourgeons pétiolacés; assez souvent ces écailles sont formées par des stipules modifiées ou non dans leur manière d'être naturelle, comme dans plusieurs de nos arbres forestiers (Hêtre etc.) ce qu'exprime la qualification de bourgeons stipulacés; enfin dans les Rosiers les stipules adhérant aux deux côtés de la base du pétiole, on trouve dans les écailles ces deux parties unies; cette nature d'écailles fait appeler les bourgeons, qui la présentent fulcracés (de fulcrum).“ Diese Einteilung, welche ja mit derjenigen von Bischoff im Wesen

übereinstimmt, entspricht am besten den Tatsachen und ist auch am meisten zufriedenstellend innerhalb der durch die in der Natur vorhandenen zahlreichen Übergänge oft nur wenig scharf zu ziehenden Grenzen zwischen den einzelnen Gruppen. Es finden sich derartige Übergänge sowohl zwischen verschiedenen zu verschiedenen Gruppen gehörigen Species, wie auch zwischen morphologisch verschiedenen Schuppen bei ein und derselben Species, wie noch im speziellen Teile dieser Arbeit näher durch Beispiele erläutert werden soll.

Velenovsky (1907) sagt in dem diese Fragen behandelnden Kapitel seiner übrigens in häufigen Punkten unrichtigen und durch unzutreffende Beispiele gestützten Arbeit: „Die Niederblätter und Knospenschuppen verhalten sich vermöge ihrer Ausbildung verschiedenartig. Im ganzen lassen sich aber 2 Fälle unterscheiden, ob nämlich die grünen Blätter Nebenblätter tragen oder nicht. Im letzteren Falle werden sie kleiner, verlieren die Spreite, und der Blattstiel selbst oder das ganze Blatt verwandelt sich in eine Schuppe. Wenn aber die Nebenblätter entwickelt sind, so verwandeln sich dieselben in Hüllschuppen, während die Spreite in Gestalt einer rudimentären Spitze verschwindet. Manchmal finden wir auch dort, wo die grünen Blätter keine Nebenblätter besitzen, in den Knospenschuppen am Blattstiel, deutlich häutige Nebenblätter mit verkümmerter Spreite, bis schließlich eine einfache Schuppe mit unbedeutender Spitze entsteht, welche der Spreite entspricht. Die Schuppe entspricht dem Blattstiel mit Nebenblättern. Dort, wo die Nebenblätter deutlich entwickelt sind, abortiert die Spreite und bildet sich aus den Nebenblättern eine Knospenschuppe."

In den bisher zitierten Einteilungsversuchen der Knospenschuppen ist der Unterschied zwischen Blattgrund und Blattstiel noch keineswegs betont. Aus den neueren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Blattes, vor allem den Untersuchungen von Eichler (1861), Goebel (1883), Prantl (1883), Deinega (1889, dort auch die ältere Literatur) und anderen hat sich ergeben, daß der Blattgrund schon sehr früh sich zugleich mit der Laminaranlage aus dem Primordialblatt herausdifferenziert, stets vorhanden und wesentlich vom Blattstiel zu unterscheiden ist, der erst sekundär entsteht und dessen Ausbildung auch ganz unterbleiben kann. Wir werden aus den Untersuchnngen über den Schutz der ganzen Knospe in einem späteren Kapitel noch sehen, daß der Blattgrund ganz selbständig und unabhängig vom Blattstiel gewisse ihm eigentümliche Funktionen übernehmen kann, und auch aus dem Grunde als ein selbständiges Organ aufgefaßt werden kann, dessen Aufgabe durchaus nicht damit erschöpft ist, das Laubblatt zu tragen oder als Gelenk zu fungieren.

Goebel, dessen klassischen Untersuchungen (1880) wir erst eine vollständige Klärung der vorliegenden Fragen verdanken, drückt sich folgendermaßen aus: „Die echten Knospenschuppen sind nichts anderes, als mehr oder weniger veränderte Laubblätter, es findet hier eine wirkliche, reelle Metamorphose der Anlage eines Organs in ein anderes statt." Es ist das Verdienst Goebels, die Goethe'sche idealistische Metamorphosenlehre, wie wir sie z. B.

auch noch bei Hanstein (1882) dargestellt finden, beseitigt und durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen die verschiedenen Blattformen als tatsächliche Metamorphosen gleicher Blattanlagen erkannt zu haben. Auf eine Gleichartigkeit von Schuppen- und Laubblattanlage lassen schon die beim Treiben der Knospen so häufig auftretenden charakteristischen Mittelbildungen zwischen Schuppe und Laubblatt schließen; von den überaus zahlreichen Beispielen seien nur *Fraxinus* und *Aesculus parviflora* angeführt. Grüß (1885) erwähnt p. 6, daß bei *Picea* zuweilen bei günstiger Nahrungszufuhr und Herbstwärme die noch meristematischen Schuppenanlagen sich zu Blattorganen ausbilden, welche zwischen Nadel und Schuppe die Mitte halten. Goebel gelang es ferner, experimentell aus Anlagen, welche sich normal zu Knospenschuppen entwickelt hätten, Mittelstufen oder sogar direkt echte Laubblätter zu erzielen. Er sagt darüber (1883, p. 248): „Daß die Knospenschuppen aus Laubblattanlagen hervorgegangen sind, läßt sich nicht nur auf vergleichend-entwicklungsgeschichtlichem Wege, sondern auch experimentell nachweisen, indem man die zu Knospenschuppen bestimmten Laubblattanlagen veranlassen kann, zu Laubblättern zu werden“ (vergl. *Prunus padus*).

Wir wollen uns im folgenden wesentlich an die Arbeit von Goebel anlehnen, der eben seine Untersuchungen vom Standpunkte der neueren entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen aus angestellt hat. Goebel stellt wieder 3 Kategorien von Knospenschuppen auf: 1. solche, die sich aus ganzen Laubblattanlagen umgebildet haben; 2. solche, die durch Veränderung des Blattgrundes entstehen.

Goebel sagt: „Auch in jungen Stadien der Laubblattentwicklung sitzt einem breiten Blattgrund eine kleine Laminaranlage auf. Letztere verkümmert, wenn das Blatt zu einer Schuppe werden soll, und der Grund entwickelt sich allein weiter. Ein Blattstiel wird nicht entwickelt. Der Blattgrund ist bei den Schuppen stufenweise (von den niederen zu den höher stehenden) weiter differenziert.“ Goebel legt hier wie auch in seinen folgenden Untersuchungen den Hauptwert darauf, daß die Knospenschuppen Hemmungsbildungen sind, daß gewöhnlich die äußeren Schuppen auf einer früheren Stufe ihrer Entwicklung stehengeblieben sind als die inneren, letztere also eine immer weiter fortgeschrittenere, schließlich eine den ihnen morphologisch entsprechenden Teilen des Laubblattes nahekommende Differenzierung (quantitativer Art) aufweisen. Wir wollen ebenfalls zuerst von diesem Gesichtspunkte aus jedesmal unsere Untersuchung anstellen, um die morphologische Gruppe zu bestimmen, der die Knospenschuppen einer Species angehören; ferner nehmen wir noch einen zweiten Gesichtspunkt hinzu, nämlich den, daß nach einer auf einer gewissen Entwicklungsstufe erfolgten Hemmung eine gerade für die physiologische Leistungsfähigkeit der Schuppe wichtige und interessante Weiterentwicklung qualitativer Art erfolgt, und wir werden dann feststellen können, daß diese Art der weiteren Differenzierung gerade umgekehrt, jetzt bei den äußeren Schuppen stärker erfolgt, was eben seinen Grund darin hat, daß die äußeren Schuppen eine im

Beginn der Weiterdifferenzierung größere Plastizität der Zellen besitzen, da ihre Hemmung auf einer entwicklungsgeschichtlich früheren Stufe erfolgt als bei den inneren Schuppen. Wir werden also unser Augenmerk in zweiter Linie darauf richten, festzustellen, zu welchem Resultat diese Differenzierung führt, und wie sich dieses Endresultat vom fertigen Laubblatt unterscheidet.

Goebel erwähnt im Anschluß an diese zweite Kategorie eine weitere Art von Knospenschuppen, welche „entsteht durch Umbildung aus der Laubblattanlage, während diese schon aus dem Blattgrund die Stipulae zu entwickeln begann. Diese Schuppen entsprechen aber wieder einer Weiterbildung des Blattgrundes und nicht etwa Nebenblättern.“ „Bei der dritten Kategorie dagegen werden die Knospenschuppen durch die Stipulae selbst gebildet.“ Goebel ordnet also diejenigen Schuppen, an deren Bildung die Nebenblätter, wenn auch noch nicht unter sich und vom eigentlichen Blattgrundgewebe getrennt, teilnehmen, der zweiten Kategorie, den Blattgrundschuppen, unter. Für die den völlig getrennten Nebenblättern entsprechenden Knospenschuppen bildet er die dritte Kategorie. Ähnlich klassifiziert van Tieghem (1889) die Knospenschuppen. Er sagt p. 266: „En observant les transitions entre les écailles internes et les feuilles externes du bourgeon on peut décider quelle est la partie de la feuille, qui a formé l'écaille le reste ayant avorté“, und unterscheidet 3 Typen: 1. l'écaille résulte du developpement du limbe; 2. l'écaille résulte du developpement des stipules; 3. l'écaille résulte du developpement de la gaine.

Wir spalten, indem wir im übrigen die Einteilung Goebels beibehalten, in unserer Darstellung die 2. Kategorie Goebels in 2 Gruppen auf und ordnen diejenigen Knospenschuppen in die 1. Gruppe ein, welche allein aus der Anlage eines Blattgrundes (ohne Nebenblätter) hervorgegangen sind, während wir in der 2. Gruppe alle diejenigen Knospenschuppen vereinen, bei denen der Blattgrund schon mit der Differenzierung der Nebenblätter begonnen hat, ohne die Nebenblätter jedoch vollständig auszugestalten. Wir kommen der Art der Einteilung nach somit wieder auf den Standpunkt von Bischoff und Duchartre zurück. Auch Henslow (1909) gibt eine derartige 4 morphologische Gruppen umfassende Einteilung der Knospenschuppen.

Wir teilen also die Knospenschuppen im weitesten Sinne in folgende 4 morphologische Gruppen ein:

1. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines ganzen Blattes.

2. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes.

3. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes, der bereits die Nebenblätter zu differenzieren begann, ohne die Nebenblätter jedoch völlig auszubilden.

4. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage der vom Blattgrund völlig differenzierten Nebenblätter.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß den Nebenblättern eine wichtige Rolle für den Schutz der Knospe zukommt, was für die Bedeutung dieser Organe jedenfalls von Interesse ist (cf. auch p. 291). Ich fand in allen Fällen, in denen die Laubblätter Nebenblätter besitzen, die Nebenblätter an dem Aufbau der Knospenschuppen der betreffenden Species beteiligt, auch dann, wenn die an den Laubblättern ausgebildeten Nebenblätter nur von vorübergehender Dauer sind.

Wir werden die untersuchten Knospenschuppen immer dadurch charakterisieren, daß wir angeben, welcher von den 4 morphologischen Gruppen die betreffende Knospenschuppe angehört; zuweilen ist auch der kürzeren Ausdrucksweise halber gesagt: Die Knospenschuppe entpricht dem ganzen Blatt und so fort. Unsere 4. Gruppe entspricht also der 3. Kategorie Goebels.

Ordnet man die Pflanzenspecies nach der Morphologie ihrer Knospenschuppen in verschiedenen Gruppen an, so findet man in zahlreichen Fällen systematisch nahestehende Species auch in derselben Gruppe vereint; jedoch ist dies durchaus nicht immer der Fall, vielmehr sind häufig Species ein und derselben Familie in verschiedene Gruppen einzuordnen. Goebel (1880) sieht einen Grund für das Vorkommen von Schuppen, die zu verschiedenen morphologischen Gruppen gehören, innerhalb einer Familie darin, daß „die Umbildung der Blattlamina hauptsächlich bei solchen Pflanzen erfolgt, bei denen die Laubblattspreite wenig gegliedert ist, während sonst meist der Blattgrund zur Schuppe wird.“ So entsprechen z. B. die Knospenschuppen der fiederblättrigen Fraxinus-Species dem Blattgrunde, während andere Oleaceen (*Syringa, Forsythia, Ligustrum*) Schuppen besitzen, die der ersten Gruppe angehören. Jedoch ist dieser Gesichtspunkt, wie auch Goebel schon andeutet, nicht in allen Fällen geltend. So besitzen z. B. nach meinen Beobachtungen *Smilax, Azalea, Hydrangea*[1]) Knospenschuppen, die dem Blattgrunde entsprechen, obgleich die Laubblätter dieser Species einfach sind. Für *Caltha palustris* gibt Goebel (1889) selbst an, daß die Knospe von der sogenannten Axillarstipel umschlossen sei, welche eine ochrea-artige Ausbildung des Blattgrundes ist. Die Ausbildung morphologisch verschiedenartiger Knospenschuppen bei Species mit ähnlich geformten Laubblättern zeigt sich sogar innerhalb ein und derselben Familie; so fand ich bei *Wistaria* Knospenschuppen vom Typus der 4. Gruppe, während *Caragana*, eine ihr nahestehende Leguminose, Schuppen besitzt, die der 3. Gruppe angehören. Nachfolgend geben wir auf Grund eigener Untersuchungen wie nach Angaben aus der Literatur eine nach den morphologischen Gruppen ihren Knospenschuppen eingeteilte Übersicht der untersuchten Species.

I. Gruppe: *Abies, Anaphalis, Azalea, Camellia, Chenopodium bonus Henricus, Circaea, Cornus, Crataegus, Daphne,*

---

[1]) Bei *Hydrangea scandens* fand ich noch Ende Februar die Schuppen fast stets alle frisch und lebend, während Schneider (1903, p. 202) 4—6 trockenhäutige Schuppen fand.

Dictamnus, Diervilla, Euphorbia, Evonymus, Forsythia, Gratiola officinalis, Halesia, Hieracium, Hypericum calycinum, Ligustrum, Lonicera, Lycopus, Mentha, Pinus, Scrophularia, Stachys alpina, Stachys palustris, Stuartia, Symphoricarpus, Syringa, Taxus, Veronica, Viburnum dentatum, Xanthoceras.

II. Gruppe: *Acer, Adonis, Adoxa, Aesculus, Anaphalis, Anemone, Azalea, Berberis, Caltha palustris, Chenopodium bonus Henricus, Chrysosplenium, Crataegus, Cycas, Cytisus, Dentaria, Gingko, Hieracium, Hydrangea, Isoëtes, Juglans, Lonicera alpigena, Mahonia, Petasites, Prunus padus, Rhamnus, Rhododendron, Rhodotypos, Ribes, Rubus, Sambucus, Saxifraga, Smilax, Stachys alpina, Struthiopteris, Valeriana, Viburnum dentatum, Xanthoceras.*

III. Gruppe: *Caragana, Colletia, Crataegus, Glycerrhiza, Indigofera, Kerria, Liquidambar, Pirus, Polygonum, Prunus, Rhamnus, Rheum, Rubus, Rumex, Rhodotypos, Rosa.*

IV. Gruppe: *Alnus, Betula, Carpinus, Castanea, Corylus, Fagus, Morus, Ostrya, Populus, Quercus, Rhamnus, Tilia, Ulmus.*

Nicht nur finden wir, wie oben erwähnt, verschiedene Spezies einer Familie, sondern auch ein und dieselbe Spezies in verschiedenen Gruppen verzeichnet *(Crataegus)*, da die Schuppen solcher Spezies in ihrer Gesamtheit, d. h. in ihrer Aufeinanderfolge an der Knospenachse verschiedenen morphologischen Gruppen angehören. Solche Spezies, deren Knospenschuppen zum Teil eine vermittelnde Stellung zwischen mehreren Gruppen bilden, wurden so mit gesperrtem Druck eingeordnet, wie es der Hauptmenge der Schuppen entspricht, und in den Gruppen, zu welchen sie Übergänge bilden, mit einfachem Druck wiederholt. Eingehenderes über solche Verhältnisse findet sich dann an den betreffenden Stellen des speziellen Teiles jedesmal angegeben.

Es sei hier noch erwähnt, daß eine Anzahl von älteren (Henry 1836 u. 1846, Willkomm 1880) und neueren (Schneider[1]) 1903) Arbeiten allgemein die äußerlich morphologischen Verhältnisse der Knospen behandeln, ohne auf eine Gruppierung der Knospenschuppen einzugehen.

III. Ueber die Beziehungen der Knospen und Knospenschuppen zum Klima der Standorte der verschiedenen Spezies. Offene Knospen.

Grüß (1885) glaubte nachgewiesen zu haben, daß einige Koniferen-Gattungen mit weitem Verbreitungs-Areal in dem anatomischen Bau ihrer Knospenschuppen an das Klima ihres Standortes angepaßt seien. Schumann (1889) hat jedoch in seiner Arbeit gezeigt, daß die von Grüß gemachten Voraussetzungen durchaus nicht einwandfrei sind, und daß eine derartige Beziehung zwischen dem anatomischen Bau der Schuppen, nebst deren An-

[1]) Dendrol. Winterstudien; dort auch die übrige dendrol. Literatur.

ordnung in der Knospe einerseits und den klimatischen Verhältnissen des Standortes andererseits, nicht nachweisbar ist.

Wir können über diese Beziehung, da uns die für ihre Beurteilung nötige Bekanntschaft mit den phylogenetischen Verhältnissen fehlt, nichts aussagen. Wohl war zu erwarten, daß sich zwischen den mit verschiedenartigem Knospenschutz ausgestatteten Spezies und der Art ihrer Verbreitung über die auf der Erde heute vorhandenen klimatischen Zonen einige Relationen auffinden ließen, insofern, als in periodisch oder dauernd rauhen oder trockenen Klimaten Pflanzen ohne geeignete Beschützung ihrer Vegetationspunkte nicht fortkommen können. Dies ist natürlich eine ganz andere Frage, deren Erkenntnis uns einen Grund für die Ausbildung der Knospen und ihre Ausstattung mit Knospenschuppen nicht liefern kann. Wir finden in der Literatur zahlreiche zerstreute Angaben über das Vorkommen verschiedenartig ausgestalteter Knospen an klimatisch verschieden ausgeprägten Standorten und wollen einige dieser Angaben im folgenden hervorheben.

Nach Schimper (1898) ist der Typus der Winterknospen mit ihrer mächtigen, trockenen Schuppenhülle und ihrer reichen Gliederung dem immerfeuchten Walde fremd, während er in trockenen Wäldern und Savannen wieder auftritt. „In den tropischen Gebieten mit ausgeprägten Trockenzeiten sind die Laubknospen mit einer eben so starken, oder noch stärkeren schützenden Schuppenhülle versehen, als bei den Bäumen der temperierten Zonen. Die Laubknospen der Holzgewächse im Regenwalde weisen einen scharfen Unterschied, je nachdem sie sich im aktiven oder ruhenden Zustande befinden, nicht auf. Die Ruheknospen sind im Regenwalde in der Regel sehr klein, häufig ohne jede Bedeckung durch Schuppen, ohne Schutz durch andere Pflanzenglieder; zuweilen sind sie allerdings auch von einem dichten Haarfilz oder von einer Art Firnis überzogen, oder schließlich von den Nebenblättern oder den Blattgründen der Stützblätter umhüllt.“

Treub (1887) gibt an, daß, wenn Knospen und Knospenbeschützung auch in den tropischen Ländern meistens notwendig sind, die Art der Beschützung doch eine viel einfachere sein kann, als in den kälteren Gegenden; so bilden z. B. bei *Wormia ochreata* und *Leea Sundaica* 2 Flügel, welche sich unten am Blattstiel vorfinden, die einzige Bedeckung der Knospen. Bei *Tabernaemontana*, *Lactaria* und anderen besteht diese schützende Hülle nur aus einer dünnen Schicht eines wachsartigen Stoffes, der durch Kolleteren gebildet wird; bei *Chilocarpus* besteht diese Schicht aus einer glänzenden, hochroten Substanz.

Andererseits weisen aber auch tropische Pflanzen, selbst regenreicher Gegenden, Knospen mit echten Knospenschuppen auf, so daß also die Schimperschen Angaben nicht mehr in ihrer Allgemeinheit Gültigkeit haben. Darauf weist zuerst Holtermann (1907) hin. Er fand auf Ceylon verschiedene Bäume *(Litsaea, Actinodaphne)*, die in der regenreichsten Gegend der Insel wachsen und doch teilweise sehr deutliche Knospen mit großen Schuppen besitzen. Er konnte zeigen, daß diese Schutzmittel eine absolute

Notwendigkeit für das Fortleben der Pflanze sind, indem künstliches Entfernen Eintrocknen und Absterben der Knospe zur Folge hatte. Auch Diels (1906) gibt an, daß die so typische Winterregen-Vegetation Süd-West-Australiens viele Fälle echter Knospen-Beschuppung kennt, und erwähnt *Acacia, Melaleuca uncinata, Hakea ruscifolia*. Volkens (1890) beschreibt eine große Anzahl von Species, welche ausgesprochene Xerophyten-Gebiete bewohnen, und deren Knospen jeglichen Schutzes durch Knospenschuppen entbehren, also „offen" sind, und deren Laubblätter bis zur völligen Entwicklung von reichlichen, aus Drüsenzotten stammenden Sekretmengen überzogen werden, und dadurch lackiert erscheinen (vergl. auch S. 226). Potter (1891) gibt eine Reihe tropischer Bäume an, deren junge, sich aus den Knospen entfaltende Laubblätter gegen Trockenheit und Hitze entweder durch Nebenblätter *(Artocarpus)* oder durch geeignete, vor den Sonnenstrahlen sichernde Stellungen, oder schließlich durch Gummi und Harzüberzüge geschützt sind (vergl. S. 291).

In den temperierten Zonen haben die immergrünen Gewächse im Gegensatz zu den oben erwähnten der tropischen Regenwälder meist geschlossene, d. h. mit Knospenschuppen versehene Knospen. Nach meinen Beobachtungen sieht man am Grunde der jungen Sprosse von *Buxus sempervirens* die oft mehrere Jahre hindurch stehen bleibenden 4—6 Schuppen. Bei *Osmanthus aquifolium* übernehmen in der Regel die 4 ersten Blätter die Schutzfunktion der Knospe, die 2 untersten bleiben am Grunde des Sprosses als trockene, braune Schuppen stehen, während die beiden folgenden am Ende des ersten Internodiums sichtbar sind als ganzrandige, zarte kleine grüne Blättchen, die keinen Blattstiel entwickelt haben. Bei anderen immergrünen Gewächsen fallen die Schuppen frühzeitig ab, so bei *Ilex aquifolium* und *Prunus laurocerasus*, bei denen je eine größere Anzahl von Schuppen den Laubblättern vorangehen. Auch *Berberis aquifolium* besitzt zahlreiche Schuppen, welche dem Blattgrunde entsprechen.

Offene Knospen. Wir haben oben bereits des öfteren von offenen Knospen gesprochen und wollen nun etwas näher an der Hand eines speziellen Beispiels darauf eingehen. Offen nennen wir solche Knospen, bei denen selbst die äußersten Blattanlagen sich zu Laubblättern entwickeln, im Gegensatz zu den geschlossenen Knospen, bei denen dies nicht der Fall ist, die also Knospenschuppen besitzen. Während wir soeben sahen, daß die Knospen unserer einheimischen, immergrünen Gewächse — dies gilt auch von den Koniferen — häufig von einer mehr oder weniger großen Anzahl von Niederblättern umhüllt sind, finden wir andererseits, daß manche, regelmäßig laubwerfende Bäume und Sträucher durch den Besitz von offenen Knospen ausgezeichnet sind, so z. B. *Viburnum lantana, Pterocarya caucasica, Juglans cinerea, Rhamnus frangula*, ferner nach Feist: *Ptelea, Sophora, Rhus glabra*, nicht jedoch *Viburnum dentatum*, wie Feist irrtümlich angibt. Solche Knospen entbehren jedoch im allgemeinen durchaus nicht jeglichen Schutzes, so sind z. B. die Blätter von *Viburnum lantana* in der Knospenlage dicht aneinandergepreßt und mit einem außerordentlich dichten

Kleide von Schuppenhaaren versehen. In ihrer sonstigen Anatomie verhalten sich die einzelnen Blätter indes nicht verschiedenartig; wohl ist dies der Fall bei den ebenfalls offenen Knospen der in den höheren Gebirgslagen des Kaukasus heimischen *Pterocarya caucasica,* bei welcher die betreffenden Verhältnisse eingehend von mir untersucht wurden.

Bei den Knospen dieser Species werden die äußersten Blätter, obgleich sie später auch zu normalen Laubblättern werden, doch in ihrer anatomischen Struktur etwas anders als die inneren Blätter ausgebildet, nnd zwar derart, daß sie der Knospe einen gewissen Schutz zu bieten imstande sind. Für den anatomischen Vergleich wurden einerseits die äußersten Blätter von im Februar gesammelten Knospen, andererseits die innersten Blätter von fast schon völlig entwickelten Sommer-Laubsprossen ausgewählt, und zwar wurden solche Blätter miteinander verglichen, die die gleiche Größe, etwa 17—20 mm besaßen, also auf derselben Entwicklungsstufe sich befanden. Die Blättchen der jungen Fiederblätter sind um die Spindel nach der Unterseite zu zusammengefaltet, und dabei schräg nach der Spitze zu gerichtet. Geschnitten wurde zunächst die Übergangsstelle vom Blattgrund zum Blattstiel, welche bei den äußersten Blättern gerade in halber Höhe der Knospe liegt. In quantitativer Beziehung herrscht, wie zu erwarten, beim äußersten und inneren Blatt völlige Übereinstimmung, in qualitativer Beziehung jedoch erfährt das erste Blatt der Knospe eine dem inneren Laubblatt gegenüber andersartige charakteristische Ausbildung; diese Veränderung besteht in einer stärkeren mechanischen Ausstattung des äußersten Blattes. Die Epidermiszellen sind bei dem äußersten, wie bei dem inneren Blatt von gleicher Form, 12 μ hoch und 7—7,5 μ breit, die Membranen sind aber bei dem äußersten Blatt stärker verdickt, auch ist die Kutikula reichlich doppelt so dick (0,8 μ) wie bei dem inneren Blatt. Besonders charakteristisch tritt uns der Unterschied beider Blätter entgegen, wenn wir ihr Parenchym des Blattgrundes vergleichen. Dieses Gewebe besteht bei beiden aus ziemlichen weitlumigen, reichlich mit punktförmigen Tüpfeln versehenen Kollenchymzellen (s. Figur); während aber das Kollenchym der inneren Blätter nur wenig verdickte Ecken und deutliche dreieckige Interzellularen besitzt, weist das Kollenchym des ersten Blattes besonders starke Verdickungen, vorzüglich in den Ecken auf, so daß die Interzellularen oft völlig verschwunden sind. Sämtliche Blätter sind auch wieder mit kleinen, wenigstrahligen Schildhaaren besetzt. Es kommt hier also zu dem auch bei anderen offenen Knospen anzutreffenden Schutz durch starke Behaarung noch eine, die mechanische Festigung der Knospe verstärkende Ausstattung der äusersten Blätter hinzu.

Es sei hier noch erwähnt, daß zahlreiche Wassergewächse (*Ranunculus, Glyceria, Sparganium* und andere) durch den Besitz von offenen Knospen ausgezeichnet sind, also ohne besondere Vorkehrung oder doch wenigstens ohne Bildung von Niederblättern überwintern. Vergl. H. Schenk (1886) und H. Glück (1905/06).

IV. Die für die Knospenschuppen in Betracht kommenden anatomischen Tatsachen.

Übersicht über die bisherigen Arbeiten. Die Drüsenorgane der Knospen. Das Periderm. Die Metakutis. Das Metaderm. Füllstoff.

Übersicht über die bisherigen Arbeiten.

Von den vier oben beschriebenen morphologischen Gruppen sind nur die ersten drei im folgenden einer eingehenderen anatomischen Untersuchung unterworfen worden. Innerhalb dieser drei Gruppen wurde, wie schon erwähnt, eine weitere Einteilung in Typen nach anatomischen Gesichtspunkten gemacht. Ehe wir auf die darauf bezügliche tabellarische Übersicht näher eingehen, wollen wir einige allgemeine Bemerkungen über die in Betracht kommenden anatomischen Verhältnisse der Knospenschuppen vorausschicken und gleichzeitig einen kurzen geschichtlichen Überblick über die bisherigen, unsere Fragen betreffenden Bearbeitungen geben.

Spezielle Arbeiten über die Anatomie der Knospenschuppen lieferten: Arechoug (1871), Mikosch (1876), Adlerz (1881), Grüß (1885), Cadura (1886) und Schumann (1889).

Arechoug, dessen Arbeit mir selbst nicht zugänglich war, kommt, wie Schumann in seiner Einleitung erwähnt, zu dem Resultat, daß die Knospenschuppen bald vornehmlich aus Bastelementen bestehen (Cupuliferen und Pappeln), bald mit einer äußeren Korkschicht versehen sind (*Ulmus montana)*, daß ferner die äußere Seite der epidermalen Zellen stark verdickt sein kann (Nadelhölzer), oder daß schließlich noch bei anderen Arten keiner der genannten Fälle eintritt.

Adlerz bringt die von ihm berücksichtigten Holzarten nach dem anatomischen Bau ihrer Knospenschuppen in 8 Typen unter, die er je nach einer charakteristischen Holzart benennt, und die er wieder in 3 Haupttypen, den sekretführenden, sklerenchymführenden und korkführenden Knospenschuppen vereint. Auch Cadura bringt eine Typeneinteilung der untersuchten Pflanzen; er unterscheidet kollenchymatische, parenchymatische, peridermatische und stereidische Knospenschuppen. Die anatomischen Untersuchungen in beiden Arbeiten sind recht fehlerhaft, teils infolge schlechter Untersuchungsmethoden, teils durch den auch späteren Arbeiten selbstverständlich anhaftenden Mangel einer präzisen anatomischen Begriffsbestimmung der mit Suberinlamellen oder der mit kutisierten und metadermisierten Membranen versehenen Zellen.

Nach Grüß erleiden die Zellen des Grundparenchyms in den Knospenschuppen der Koniferen eine mechanische Verdickung oder sie bleiben dünnwandig; im letzteren Falle soll das Parenchym sehr bald verkorken, und zwar vorzüglich im mittleren und oberen Teil der Schuppe, während der untere Teil lebensfähige Zellen behält. Nur die äußersten Tegmente seien in der Regel vollständig abgestorben. Verf. erwähnt ferner das überaus häufige Vorkommen

der Sklerotisierung der Epidermiszellen, vorzüglich an der Unterseite der Schuppen; ob dieselben auch verholzt sind, geht aus der Arbeit, in der keine Angaben über die mikrochemischen Reaktionen gemacht sind, nicht hervor. Bei *Picea*-Arten und *Pinus cembra* waren, wie ich mit Phloroglucin nachprüfte, die sklerotisierten Epidermen, sowie die angrenzenden Mesophyllzellen stark verholzt. (Goebel erwähnt die Sklerotisierung der Schuppen von *Pinus austriaca.*) Die Knospenschuppen von *Pinus cembra* besitzen in dem unverdickten Teil des Mesophylls kutisierte Membranen, jedoch keine Suberinlamelle. Bei *Picea alba* fehlen sogar kutisierende Stoffe ganz; wohl sind auch hier die Membranen gegen Schwefelsäure widerstandsfähig und erscheinen auf frischen Schnitten braun, wir bezeichnen solche Membranen als metadermisiert, wie unten noch näher auseinandergesetzt werden wird. Wahrscheinlich dürfte die Metadermisierung des Mesophylls, wie sich aus den Angaben von Grüß vermuten läßt, eine bei den Koniferen ziemlich häufige Erscheinung sein.

Grüß hat, wie wir schon oben erwähnten, seine Untersuchungen unter dem Gesichtswinkel angestellt, daß die Knospenschuppen an Standort und Klima angepaßt seien und kommt zu dem Resultat, daß die Schutzeinrichtungen der Knospen sich nach den Anforderungen der klimatischen Einflüsse richten. Betreffs dieser Schlußfolgerungen sei hier nochmals auf die Kritik im Anhange der Schumann'schen Arbeit verwiesen. Daselbst findet sich auch eine kritische Beurteilung der Cadura'schen Arbeit.

Vor den drei zuletzt besprochenen Arbeiten finden wir bereits bei Mikosch (1876) und zwar hier zum ersten Male eine, wenn auch wenig ausführliche, so doch durchaus exakte anatomische Untersuchung der Knospendecken, bei welcher der vergleichend morphologische Gesichtspunkt im Auge behalten ist. Wir wollen die Hauptresultate seiner Arbeit, soweit sie sich auf die Vergleichung von Schuppen und Laubblättern beziehen, kurz zusammenfassen: „Das Hautgewebe der jungen Knospendecke ist immer gleich dem eines jungen Laubblattes, das mit ersteren auf demselben Standpunkt bezüglich der Differenzierung seiner Gewebe steht. Die Leitbündel im Tegment sind alle entweder gleich stark und anastomosieren dann, oder es wird ein starkes verzweigtes Leitbündel angelegt. Der Bau der Leitbündel der Schuppen zeigt viel Übereinstimmung mit dem des Laubblatteils, dem das Tegment morphologisch entspricht."

Mikosch hat wahrscheinlich für diesen Vergleich die inneren Schuppen der Knospen und die ersten jungen Laubblätter einander gegenüber gestellt. Wie aus der Tabelle in der Schlußbetrachtung dieser Arbeit deutlich hervorgeht, zeigt sich dort in der Tat recht häufig eine vorzüglich den Bau des Tracheenteils betreffende Übereinstimmung; bei den äußeren Schuppen treten dann allerdings andere Verhältnisse auf; anderseits finden sich auch, wie wir noch näher sehen werden, in bezug auf den Leitbündelverlauf bei den Schuppen und Laubblättern (bezw. Teilen von solchen) zuweilen weitgehende Differenzen.

Schumann bringt, indem er auf Grund eines reichen Beobachtungsmaterials die vorhergehenden Arbeiten weit überholt, eine recht ausführliche Übersicht über die anatomischen Verhältnisse der Knospenschuppen von Koniferen und dicotylen Holzgewächsen. Er behandelt in einzelnen Kapiteln in vergleichender Weise die Epidermis, das Periderm, die Lufträume, Sekretbehälter und Leitbündel. Schumann kam es hauptsächlich darauf an, die vorwaltenden mechanischen Verhältnisse klarzulegen, er geht daher nicht auf den anatomischen Vergleich der verschiedenen Schuppen einer Knospe untereinander (dies haben auch die früheren Autoren unterlassen), wie der Schuppen mit den Laubblättern, noch näher auf die mikrochemische Struktur des nichtmechanischen Gewebes ein. Er kommt zu dem Resultat, daß das mechanische Prinzip sowohl im anatomischen Bau der einzelnen Schuppen, wie auch in der Struktur der ganzen Knospe fast überall deutlich ausgeprägt ist. Er fügt noch hinzu, daß die Knospenschuppen, die doch Blattbildungen seien, ferner dadurch charakterisiert sind, daß sie kein Assimilationsgewebe, keinen Spaltöffnungsapparat, kein wohlverzweigtes und gut ausgebildetes Leitbündelsystem besitzen. Von diesen Kennzeichen findet sich allerdings nur das erste ausnahmslos nach den bisherigen Untersuchungen bestätigt.

Wiesner sagt in seiner Anatomie (1898): „Die Knospenschuppen der Laubknospen sind rudimentäre Laubblätter und stimmen deshalb in anatomischer Hinsicht mit denjenigen Teilen des Laubblattes, denen sie entsprechen, in vielen Punkten überein. Die untere Epidermis ist gewöhlich stärker verdickt als die obere, welche häufig harzige Substanzen sezerniert und welche dazu häufig mit besonderem Trichomkolleteren versehen ist. Die Oberhaut wird bei manchen Holzgewächsen durch ein Periderm ersetzt. Wenn das Laubblatt, dem das Tegment entspricht, ein kollenchymatisches Hypoderm führt, so tritt auch bei der Knospendecke starkes Kollenchym auf. Histologisch stimmen die Gefäßbündel der Laubblätter und Knospendecken ziemlich überein. Das Parenchym der Knospendecken ist nicht gegliedert, besitzt verdickte Zellen, führt allerdings manchmal Chlorophyll.“

Fast das Gegenteil hiervon behauptet Droit (1908), wenn er sagt: „Leur (les écailles) similitude avec les feuilles végétatives s'arrête à la forme extérieure, bienque ces organes en soient manifestement des modifications. Ainsi qu' on va le voir, leur structure microscopique s'écarte foncièrement de celle des feuilles ordinaires.“ Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß Droit physiologische Experimente mit Knospen gemacht hat, indem er eine größere oder kleinere Anzahl von Schuppen entfernte und auf den übrigbleibenden Schuppen kutikulare Verdickungen feststellen konnte, oder indem er sämtliche Schuppen entfernte und durch verschiedene künstliche Umhüllungen ersetzte. Er sagt, aus seinen Versuchen gehe hervor, daß die Hauptrolle der äußeren Schuppen darin bestehe, die übrige Knospe gegen eine zu starke Transpiration während der schlechten Jahreszeit zu schützen.

Kurze Angaben über die Anatomie der Niederblätter im allgemeinen finden sich allenthalben in der Literatur verstreut, so über die Niederblätter der Ranunculaceen bei Goffart (1901), über die Knospenschuppen der Kirschen bei Seyot (1906) usw., indes sind diese Angaben so lückenhaft, daß wir nicht näher darauf einzugehen brauchen.

Die Drüsenorgane der Knospen. Über die an Knospen vorkommenden Drüsenorgane liegen mehrere Arbeiten in der Literatur vor. Die erste Arbeit, welche ausführlicher diese Frage behandelt und vorzüglich für die morphologische Charakterisierung des Drüsenapparates grundlegend ist, ist die von Hanstein (1868). Hanstein beschreibt außer einzellreihigen Drüsenhaaren *(Geranium, Pelargonium)* mit einzelligem Drüsenköpfchen zahlreiche Drüsenzotten. Unter Drüsenzotten verstehen wir gestielte oder ungestielte Parenchymgewebe-Körper, die von einer sie mehr oder weniger bedeckenden Schicht von Drüsenzellen überzogen sind. Hanstein schlägt für diese sowohl an den Knospenschuppen wie an den jungen Laubblättern vorkommenden Drüsen wegen der Eigenschaft, durch ihre verschiedenartigen Sekrete die Blätter der Knospe aneinander zu leimen, den Namen „Kolleteren" vor. Hanstein beschreibt Kolleteren von sehr verschiedener Gestalt; bald sind sie mehrzellreihig, läppchenförmig (Polygonaceen), bald knopfförmig *(Aesculus, Alnus, Salvia)*, häufig auch kopf-, kreisel- und keulenförmig *(Cunonia, Ribes, Lonicera, Sambucus, Viburnum, Helianthus, Inula, Rhus, Datura, Nicotiana, Carpinus, Ostrya, Corylus, Azalea, Syringa, Forsythia, Asclepias)*, bald pappelförmig *(Coffea, Viola, Rosa, Pyrus, Prunus)*. Die Drüsenzotten stehen gewöhnlich direkt auf der Epidermis, nur bei *Platanus* beobachtete Hanstein zuweilen kleine Kolleteren, die auf den Abzweigungen vielarmiger Haare stehen.

Das Sekret der Drüsenzotten besteht meistens aus einem Gemisch von Harz und Schleim, das in Gestalt einer schaumigen, zähen Emulsion die Blattflächen bedeckt. Nur bei Polygoneen *(Rumex, Rheum, Polygonum)* wird ausschließlich Schleim sezerniert, bei Ribesarten überwiegt das Harz in starkem Maße. Das Sekret der auf den Blättern von Rhododendron vorkommenden Zotten besteht nach Kratzmann (1910) hauptsächlich aus einem ätherischen Öle und enthält nie Harz.

Während die meisten dieser Drüsen zu der Gruppe der blasigen Hautdrüsen (de Bary) zu stellen sind, bei denen das Sekret sich zwischen der Kutikula und der äußeren Wand der sezernierenden Zelle ansammelt, bilden andere *(Carpinus, Ostrya, Corylus, Azalea, Syringa, Forsythia)* einen Übergang zu den Zwischenwanddrüsen, indem bei ihnen das Sekret außerdem zwischen den Zellwänden der einzelnen Zellen auftritt.

Über die Art des Sekretionsvorganges waren lange verschiedene auseinander gehende Ansichten herrschend, über die Tschirch in seinem Buche über die Harze und die Harzbehälter (1900) eine zusammenfassende Darstellung gibt. A. Meyer hatte schon 1879 einwandfrei nachgewiesen, daß das Sekret bei den inneren Drüsen

einiger Rhusarten jedenfalls niemals im Innern der Zellen zu finden ist. Tschirch und Tunmann weisen dasselbe in ihren ausführlichen Untersuchungen nach und leiten daraus die Folgerung ab, daß der Ort der Entstehung des Drüsensekretes nicht in das Innere der Sekretzellen, sondern unterhalb der Kutikula in eine Schicht zu verlegen sei, welche zur Wand der sezernierenden Zelle gehört und aus welcher das Sekret durch Umwandlung entstünde. Auch Haberlandt (1909) bekennt sich auf Grund von Nachuntersuchungen zu dieser Ansicht. Bei der Drüsenzotte der Rubiaceen erfolgt nach Krause (1909) die Harzsekretion ebenfalls subkutikular.

Es ist hier nicht unsere Sache, über die Leistungen der verschiedenen Trichom-Sekrete zu diskutieren; wir beschränken uns darauf, einige diesbezügliche Angaben aus der Literatur anzuführen. Hanstein hat in seiner Arbeit darauf hingewiesen, daß der Drüsenapparat gerade für das Wachstum der jüngsten Teile von Bedeutung sein muß, sowohl dadurch, daß die sezernierenden Trichome so auffallend früh, allen anderen Teilen vorauseilend, entwickelt sind, als auch dadurch, daß die Blätter oder Blattglieder, von denen sie getragen werden, ihrerseits den übrigen Blättern in der Entwicklung voraneilen. Hanstein faßt seine Beobachtungen dahin zusammen, daß eine reichliche Bekleidung mit Trichomen, speziell also auch mit Drüsenhaaren, einen Schutzapparat zur Verminderung der Transpiration und zur Erhöhung der Turgeszenz ausmache, womit die durch die Versuche von Hofmeister und von Sachs für eine günstige Entwicklung der Knospen geforderte Bedingung geschaffen sei Volkens (1890) sagt in bezug auf die Hansteinschen Beispiele, in welchen die Sekretion für die Laubblätter nur solange Bedeutung hat, als sie im Knospenzustande verharren: „Die „Kolleteren“, die hier auf den Blattflächen selbst verteilt sind, stellen mit dem Aufbrechen der Knospe entweder ihre Tätigkeit überhaupt ein und fallen ab, oder aber sie rücken, wie es Hanstein z. B. für *Ribes* angibt, soweit auseinander und produzieren hinfort so geringe Mengen von Harz, daß ein Überfließen auf die weiten Epidermisareale zwischen ihnen nicht mehr stattfindet.“ Ich selbst konnte beobachten, daß die am Blattgrunde von *Acer pseudoplatanus* vorhandenen Drüsenzotten im Sommer infolge einer unter der Epidermis eintretenden Peridermbildung absterben. Die von Krause (1909) beschriebenen Harz sezernierenden Drüsen an den Nebenblättern der Rubiaceen stellen ihre Tätigkeit ebenfalls bald nach dem Entfalten der Laubblätter ein und fallen ab oder schrumpfen zusammen. Auch Rauter (1871)[1]) weist darauf hin, daß die meisten Drüsenhaare, sowie der Wollüberzug an den Blättern vieler Laubbäume während oder nach dem Entfalten der Knospe abfallen.

Allerdings führt Hanstein auch eine Reihe von Fällen an, in denen nicht allein die Knospen der betreffenden Species

[1]) Rauter geht in seiner Arbeit nicht näher auf die Drüsenorgane an Knospen ein; v. Höhnel (1881) hat nur innere Drüsen untersucht, vorzüglich deren Entstehungsweise. Martinet (1872) gibt eine Darstellung aller Arten von Sekretionsorganen, ohne besonders auf die an Knospen vorkommenden Organe einzugehen.

(Geraniaceen, Labiaten) stark verklebt, sondern auch die erwachsenen Teile oft noch deutlich klebrig gemacht werden, jedoch bei weitaus den meisten der von ihm untersuchten Knospen spielen die auf den jungen Laubblättern vorhandenen Drüsenzotten für die Weiterentwickung der Laubblätter keine oder kaum noch eine Rolle. Es ist nun interessant und für die Frage nach der Bedeutung der Sekretdrüsen von Wichtigkeit, daß es andererseits zahlreiche Fälle gibt, in denen die auf den Laubblättern vorhandenen Drüsenzotten keineswegs in so frühen Stadien der Laubblattentwicklung ihre Funktion einstellen und durch ihre weitere Tätigkeit auch für das erwachsene Laubblatt von Bedeutung sind. Beispiele für diese Fälle sind die Pflanzen mit „lackierten" Blättern. Volkens hat eine große Anzahl derartiger Pflanzen untersucht; er gibt an, daß bei weitem die größte Anzahl von ihnen überhaupt keine Ruheknospen besitzt. Die Laubblätter dieser Pflanzen sind mit Drüsenzotten besetzt, die nahezu bis zur völligen Entwicklung der Blätter stark sezernieren und so die ganze Blattfläche mit einer homogenen Sekretmasse überdecken. Volkens fand, daß fast alle angeführten Pflanzen ausgesprochene Xerophytengebiete bewohnen, und sieht in der Lackieruug ein Mittel, um die übermäßige Transpiration auf ein möglichst geringes Maß herabzudrücken.

Auch Haberlandt (1909) schreibt den Sekreten der Drüsenzotten in erster Linie eine Bedeutung für Transpirationserniedrigung zu. Nach Stahl (1888) sollen ätherische Öle, Harze und Schleim aussondernde Drüsen sehr häufig auch als Schutzmittel gegen Tierfraß, vorzüglich gegen Schneckenfraß fungieren. Ausgehend von den Polygoneen stellt Hunger (1899) betreffs der oberflächlichen Absonderung von Schleim in den Laubknospen die Ansicht auf, daß der Schleim gleichsam als Schmiere funktioniert, um den Reibungswiderstand, den die von der Scheide des nächst älteren Blattes eingehüllten Blätter beim Aufbruch der Knospe erfahren, zu überwinden.

Ich habe an einigen Beispielen Zählungen über die Dichte-Verteilung der Drüsen an den Blättern der Knospe unternommen und möchte hier die gefundenen Resultate anschließen. Im allgemeinen sind die Drüsenorgane in ihrer Verteilung — wie Hanstein schon angibt — nicht auf die Knospenschuppen allein beschränkt, bilden also auch in den meisten Fällen eine nicht allein für die Knospenschuppen charakteristische Eigenschaft, sondern sie finden sich oft auch an den jungen, in der Knospe eingeschlossenen Laubblättern, und zwar kann die Verteilung derartig sein, daß sie sich hauptsächlich auf den Schuppen vorfinden, oder in gleichmäßiger Anzahl auf Schuppen und Laubblättern, oder schließlich auch hauptsächlich auf den jungen Laubblättern. Als Beispiele des ersten Falles seien genannt: *Aesculus, Azalea, Acer pseudoplatanus*; in ziemlich gleichmäßiger Verteilung auf Schuppen und Laubblättern stehen die Drüsenzotten von *Syringa, Lonicera coerulea, Juglans, Rubus.* Gewöhnlich sind die mittleren Blätter am dichtesten mit Kolleteren besetzt. So stehen z. B. auf der Oberseite der äußersten Schuppen von *Syringa vulgaris* nur ver-

einzelte Kolleteren, während sie sich in gleichmäßiger Verteilung bis zu 600 pro qmm auf den inneren Schuppen wie auf den äußeren Laubblättern vorfinden.

Die Art der Verteilung der Drüsenzotten bei *Aesculus Hippocastanum* hat Hanstein (p. 172) schon beschrieben. Bei dieser Species finden sich auf den Laubblättern keine Drüsenzotten, sondern nur dichtgestellte dickwandige Wollhaare. Ich will die Verteilung der Drüsenzotten auf den Schuppen in Verbindung mit ihrer Dichte hier noch einmal ausführlicher angeben. Am ersten Schuppenpaar finden sich keine Drüsenzotten, bei einer Schuppe des zweiten Paares stehen auf der Oberseite 90 Zotten auf dem qmm, jedoch nur auf der Mittelzone, während sie am Rande wie auf der Unterseite fehlen; bei einer Schuppe des dritten Paares sind auf der Oberseite in gleicher Ausdehnung 65 Drüsenzotten pro qmm, zugleich auf der Unterseite vorzüglich am unteren Rande 18 Zotten pro qmm vorhanden; bei einer Schuppe des 4. und 5. Paares stehen auf der Oberseite keine Drüsenzotten mehr, wohl auf der Unterseite, und zwar beim 4. Paar auf der ganzen Fläche in einer Dichtigkeit von 60—70 qmm, beim 5. Paar vorzüglich an der Spitze in einer Dichtigkeit von 40 pro qmm.

Bei *Rheum raponticum* stehen bei der innersten Schuppe durchschnittlich höchstens 3 Schleimzotten auf dem qmm, auf dem Blattgrunde des ersten Blattes der Knospe dagegen 8—12 pro qmm. *Rheum* ist also ein Beispiel des dritten, oben erwähnten Falles der Drüsenverteilung. Ähnlich verhalten sich *Sambucus nigra, S. racemosa, S. Ebulus* und *Ribes,* bei welchen die Drüsenzotten auf den äußersten Laubblättern ebenfalls dichter stehen als auf den Schuppen. Bei *Ribes sanguineum* stehen auf den Schuppen die Drüsenzotten vorzüglich auf der Unterseite und treten zunächst am Rande auf; bei der vorletzten Schuppe kommen etwa 4 Drüsenzotten auf 1 mm des Randes, bei der letzten Schuppe die doppelte Anzahl, gleichzeitig finden sich bei dieser auf dem qmm der Unterseite ca. 60 Drüsenzotten; auf der Lamina des ersten jungen Blattes aus der Knospe ist die Anzahl der Drüsenzotten über doppelt so groß (125 pro qmm), nimmt aber nach dem Inneren der Knospe zu wieder ab, beträgt indes bei dem 2. Laubblatte noch ca. 100 pro qmm.

Ähnlich wie die bisher geschilderten Drüsenorgane funktionieren die den Laubblättern eigentümlichen und vorzüglich an deren Randsägezähnen auftretenden Sekretionsorgane, deren sezernierende Tätigkeit entweder in die Zeit des Knospenzustandes oder in spätere Altersstufen der Blätter fällt. Reinke (1876) hat unter Berücksichtigung der älteren diesen Gegenstand behandelnden Literatur eine ausführliche Arbeit hierüber geliefert. Nach Reinke ist das Sekret in der Knospe ein zäher, flüssiger Schleim oder Harz, am ausgebildeten Blatte nur eine wässerige oder etwas schleimige Flüssigkeit. „Der Form nach gruppieren sich die Drüsenorgane in eine Reihe, die folgende Typen umfaßt: *Kerria, Prunus, Betula, Corylus,* wo die sezernierenden Organe im ersten

Falle aus einem ganzen Blattabschnitt, im letzten Falle nur aus einem aufgesetzten Trichom besteht."

Das Periderm. Auf die allgemeine Morphologie und Anatomie, sowie auf die Definition des Periderms und der einzelnen Peridermzelle wollen wir hier nicht weiter eingehen, verweisen vielmehr auf die kritische Zusammenfassung des bisher darüber Bekannten in der Arbeit von Mylius (1912). Aus derselben Arbeit übernehmen wir hier auch die Ergebnisse bezüglich der physiologischen Funktionen des Korkes (p. 27). Danach ist der Kork durch seine Schwerdurchlässigkeit für Wasser befähigt, die darunter liegenden Pflanzenteile gegen Austrocknen zu schützen, und ebenso Wassereinwirkung von außen zu verhindern, ohne dabei die Transpiration zu unterbinden. Die in den Zellen eingeschlossene Luft bewirkt eine Isolation gegen Temperaturschwankungen, sodaß ein zu schnelles Erwärmen oder Abkühlen des Pflanzenkörpers dadurch verhindert wird. Ferner hat Kny nachgewiesen, daß der Kork ein vortrefflicher Schutz gegen die Angriffe von Pilzen ist, und Renthly zeigte, wie schwierig Bakterien durch den Kork hindurchzuwandern vermögen.

Die Ausbildung von Periderm scheint im allgemeinen normalerweise selten zu erfolgen bei Blattgebilden mit weit fortgeschrittener, bezw. dem (jungen) Laubblatte ähnlicher Differenzierung des Gewebes, speziell also z. B. bei inneren Schuppen, wie auch schon bei äußeren Schuppen dann, wenn sie einer Weiterbildung der ganzen Laubblattanlage entsprechen. Die mit Peridermen versehenen Schuppen gehören zu den am weitgehendsten veränderten, da es sich in diesen Fällen um eine dem Laubblatte nicht zukommende, quantitative Vermehrung des Gewebes, um eine für die Schuppen charakteristische Neuerwerbung handelt. An Knospenschuppen, welche dem ganzen Blatte entsprechen, fand ich nur in einem Falle regelmäßig Periderm ausgebildet, nämlich auf den Schuppen der unterirdischen Knospen von *Dictamnus*. Periderm ist sonst bei unterirdischen Knospen nur wenig verbreitet, ich fand es z. B. bei *Glycerrhiza;* wie von Tavel (1887) angibt, scheint Peridermbildung auch bei Zwiebelschuppen vorzukommen. Bei den Schuppen der anderen morphologischen Gruppen ist hingegen Peridermbildung (bei oberirdischen Knospen) ziemlich verbreitet (s. auch die Tabelle auf S. 231).

Die Metakutis. Die von Herrn Prof. Meyer gegebene Definition der metakutisierten Zelle findet sich kurz zusammengefaßt in der Arbeit von Müller (1906). Auf Seite 13 heißt es dort: „Die metakutisierten Zellen sind dadurch von den übrigen Arten verkorkter Zellen unterschieden, daß sie aus verschiedenen vollkommen entwickelten oder noch embryonalen Zellarten (z. B. Parenchym-, Epidermis- oder Sklerenchymzellen) dadurch hervorgehen können, daß diese eine Korklamelle auf ihre Zellulosemembran auflagern. Sie bleiben zur Zeit ihrer Wirksamkeit meist leben und enthalten niemals Luft, wie die Korkzellen. Die Form der von ihnen gebildeten Scheiden ist meist, infolge ihrer Entstehung, eine ungleichmäßige." Der gesamte aus metakutisierten Zellen beste-

hende Gewebekomplex wird als Metakutis bezeichnet. Für die von mir untersuchten Metakutiszellen der Knospenschuppen ist nun durchweg ein frühzeitiges Absterben der Protoplasten bald nach Fertigstellung des metakutisierten Gewebes charakteristisch. Herr Prof. Meyer will infolgedessen dieses für die Knospenschuppen charakteristische Gewebe gegenüber der wesentlich aus lebenden Zellen gebildeten Metakutis (z. B. in den Scheiden der Monocotyledonenachsen) als tote Metakutis bezeichnen. Obige Definition stimmt nicht vollständig auch für die tote Metakutis, da deren Wirksamkeit eben nicht an das Vorhandensein eines Protoplasten gebunden ist. Die tote Metakutis bildet also ein physiologisches Zwischenglied zwischen Kork und Metakutis. Mit dem Kork gemein scheint der toten Metakutis die Widerstandsfähigkeit gegen Pilzinfektion zu sein; ich hatte Gelegenheit, dies an einem Beispiel besonders gut zu beobachten. Bei den Artikularschuppen von *Smilax* (s. u.) fand ich fast stets die durch keinerlei anatomische Veränderung ausgezeichnete Unterseite des Blattgrundes reichlich mit Pilzhyphen durchsetzt und zerstört, während die metakutisierte Oberseite vollkommen unversehrt und frei von Infektion war.

Häufig gelangen beide Gewebearten, Peridem und Metakutis, an derselben Schuppe neben einander zur Ausbildung; so tritt z. B. in vielen Fällen in der Nähe eines Periderms Metakutisierung einzelner Zellen *(Prunus)* oder größerer Zellkomplexe *(Liquidambar, Dictamnus)*, andererseits von der Metakutisierung von Zellen ein- bis mehrfache Teilung der Zellen durch parallele Scheidewände *(Viburnum)*, auf, so daß wir auch in dieser Beziehung Gewebeformen vorfinden, welche Mittelstufen zwischen Kork und Metakutis darstellen. Schließlich gehört auch noch die Erscheinung hierher, welche z. B. an den Schuppen von *Prunus padus* anzutreffen ist. Bei dieser Species (s. u.) bildet sich bei den äußeren Schuppen ein das Gewebe durchdringendes Querperiderm aus, während bei den mittleren Schuppen, deren Gewebedifferenzierung dem jungen Laubblatte näher steht, an gleicher Stelle eine Quermetakutis zur Ausbildung gelangt.

Das Metaderm. Unter Metadermisierung verstehen wir nach Herrn Prof. Meyer eine unter gleichzeitiger mehr oder weniger starker Infiltration von gelbem bis braunem Farbstoffe erfolgende Veränderung der Zellmembran, welche sie gegen konzentrierte Schwefelsäure widerstandsfähig macht. Das ganze, derartig veränderte Gewebe wird als Metaderm bezeichnet. Herr Prof. Meyer beschrieb selbst zuerst metadermisierte Zellen an den Wurzeln von *Aconitum Napellus* und am Rhizom von *Veratrum album*. Krömer (1903) fand Metadermbildung bei älteren Hypodermen von Helloborusarten und gibt an, daß die braune Färbung der Masse durch Chromsäure und Kali zerstört wird, Suberinreaktionen lassen sich nicht erhalten. Ähnlich verhält sich der von Rumpf (1904) angegebene, die Farnepiblemzellen imprägnierende braune Farbstoff und das von Bäsecke (1908) vorzüglich in den Scheiden bildenden Zellen der Farne angetroffene Vagin. Gemeinsam ist allen diesen meta-

dermisierten Membranen, daß selbst tagelange Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure nicht auf sie einwirkt; es handelt sich in keinem Falle um eine Verkorkung, denn Suberin läßt sich weder mit Eau de Javelle und Sudanfärbung nachweisen, noch Verseifung durch Kochen mit Kalilauge erzielen. Eau de Javelle bringt die braune Färbung der Membranen zum Schwinden und die Membranen geben dann die Reaktion von Kohlehydratlamellen. Kalilauge verändert die metadermisierten Membranen der Knospenschuppen meist nicht, oder hellt sie erst nach langer Einwirkung wenig auf *(Stuartia)*.

Metadermisierung der Membranen ist besonders häufig bei Knospenschuppen unterirdischer Knospen *(Rheum, Rumex, Polygonum, Erigeron, Euphorbia)*. Es handelt sich jedoch keineswegs bei der Metadermbildung um eine der Humifizierung toter Pflanzenteile ähnliche Erscheinung, sondern um eine an die Tätigkeit des lebenden Protoplasten gebundene Veränderung der Zellmembranen. Das geht schon daraus hervor, daß wir auch bei oberirdischen Knospen *(Prunus, Stuartia)* kräftige Metadermisierung antreffen, allerdings stirbt das metadermisierte Gewebe der Knospenschuppen i. a. sehr bald nach der Fertigstellung der Metadermisierung ab, eine Erscheinung wie wir sie auch schon bei der Metakutisierung zu verzeichnen hatten. Das vielfache Braunwerden der äußersten trockenhäutigen Zwiebelschuppen scheint auch auf einer Metadermisierung des Gewebes zu beruhen, für die äußersten Schuppen der Tulpenzwiebel fand ich diese Vermutung auch bestätigt; die stark gelb gefärbten Membranen verhalten sich gegen Schwefelsäure, Eau de Javelle, Sudan, Chlorzinkjod und Kalilauge genau wie die metadermisierten Membranen;[1]) über die chemische Natur des imprägnierenden braunen Farbstoffes läßt sich nichts Genaueres sagen, vorzüglich läßt sich noch nichts darüber sagen, ob dieser Stoff in allen Fällen derselbe ist; letzteres ist wohl unwahrscheinlich, wie aus dem verschiedenen Verhalten gegen Kali bei den von Krömer einerseits und den von Rumpf, Bäsecke und mir anderseits beobachteten Fällen hervorzugehen scheint.

Füllstoff. Ganz ähnlich wie diese die Zellmembranen imprägnierenden Stoffe verhalten sich auch gewisse braune, zuweilen das ganze Zellumen ausfüllende Stoffe, die im folgenden immer als Füllstoffe bezeichnet werden. Derartiger brauner Füllstoff findet sich z. B. in den Schuppen von *Prunus padus* und zwar im metadermisierten Gewebe und in den Korkzellen, ferner in den Schuppen von *Crataegus, Rhamnus, Liquidambar* und *Aesculus flava*. Charakteristisch ist auch hier wieder die Widerstandsfähigkeit gegen konzentrierte Schwefelsäure selbst beim Erhitzen; ebensowenig verschwindet der Füllstoff nach längerem Kochen mit Kalilauge, er ist unlöslich in Chloroform, Äther und Alkohol. Wenn der Füllstoff nicht zu dunkel gefärbt ist, wie z. B. bei *Aesculus flava,* wo er teilweise ganz hell erscheint, läßt er sich mit Methylenblau oder auch mit Anilinblau färben und hervorheben.

---

[1]) von Tavel hat in seiner Arbeit nur Wert gelegt auf den mechanischen und nicht auf den mikrochemischen Charakter der braunen Zwiebelschalen.

Während die hier charakterisierten Gewebe und der Füllstoff in mehr oder weniger reichem Maße an Schuppen oberirdischer Knospen zahlreicher Species anzutreffen sind, gilt dies nicht in gleicher Weise für die unterirdischen Knospen; bei diesen letzteren ist wohl, wie schon erwähnt, die Metadermisierung der Zellmembranen eine relativ häufige Erscheinung und der mehr oder weniger starke Grad der Metadermisierung ist durch die mehr oder weniger starke Widerstandsfähigkeit gegen konzentrierte Schwefelsäure bestimmt, indes zeichnen sich im übrigen die Niederblätter unterirdischer Knospen meist durch große Einfachheit des anatomischen Baues aus. Aus dem Grunde haben die unterirdischen Knospen in dem speziellen Teile dieser Arbeit eine weniger eingehende Behandlung erfahren.

Im Folgenden geben wir eine einerseits nach den morphologischen Gruppen, andererseits nach den anatomischen Merkmalen geordnete tabellarische Übersicht einiger Knospenschuppen.

Tabelle I.

	Periderm	Metakutis	Metaderm	Hypoderm u. Schleimzellen	Kollenchym u. Parenchym	Drüsenzotten	Sklerenchym
I. Gruppe	*Aesculus flava* *Aesculus Hippocast.* *Ailanthus glandulos.* *Rhodotyp. kerrioides* *Xanthoc. sorbifolia*	*Acer campestre* *Chenopod. bonus Henricus* *Viburn. dentatum*	*Acer macrophyll.* *Petasites*		*Adonis vernalis* *Cytisus biflorus* *Fraxinus excelsior* *Hierac. boreale* *Juglans regia* *Petasites alba* *Stachys alpina*	*Acer pseudoplatan.* *Aesculus Hippocast.* *Azalea pontica* *Juglans regia* *Sambucus Ebulus* *Sambucus racemosa* *Ribes sanguineum* *Rubus hirtus*	*Azalea pontica* *Berberis aristata* *Cytisus alpinus*
II. Gruppe	*Glycerrh. echinata* *Liquidambar styracifl.* *Pirus* *Rhamnus cathartica*	*Caragana arboresc.* *Glycerrh. echinata* *Kerria japonica* *Rhamnus cathartica* *Rhamnus saxatilis* *Rosa rugosa*	*Colletia* *Polygoneen* *Prunus padus*	*Crataegus Crus Galli* *Crataegus coccinea* *Crataegus nigra* *Crataegus oxyacantha*	*Indigofera* *Polygoneen*	*Polygoneen* *Pirus* *Rosa rugosa*	*Caragana arboresc.*
III. Gruppe	*Dictamn. albus*	*Daphne mezereum* *Diervilla florida* *Forsythia suspensa* *Ligustr.* *Lonicera alpigena* *Syringa Josikaea*	*Euphorbia Esule* *Hyperic. calycinum* *Scrophularia nodosa* *Stuartia pseudocamellia*		*Anaphalis margaritacea* *Euphorbia Esule* *Evonymus latifolius* *Veronica austriaca*	*Syringa vulgaris* *Viburn. Opulus*	*Camellia japonica* *Symphoricarpus*

V. Einzeluntersuchungen.

A. Die Knospenschuppen sind hervorgegangen aus der Anlage eines ganzen Blattes.

1. Typus. *Evonymus latifolius.*

Die Knospen wurden im Oktober gesammelt. Sie sind von 4 Paar kreuzgegenständigen Schuppen bedeckt. Die Schuppen des 1. Paares sind kurz, dick, ebenso hoch wie breit und gehen nach oben zu allmählich über in eine schwarze, trockene Spitze; der untere Teil der Schuppen ist auf der Unterseite braun, auf der Oberseite grün gefärbt. Die beiden innersten Schuppenpaare bestehen aus dünnen und langen, spitztütenförmig aufgerollten grünen Schuppen mit gebräunter Spitze und trockenem Saum. Das 2. Schuppenpaar nimmt eine Mittelform ein. Der Übergang zu den Laubblättern ist ein ziemlich plötzlicher, obgleich die Schuppen ganzen Laubblättern entsprechen. Nach Kochen mit Chloralhydrat sieht man, daß selbst das äußerste Schuppenpaar die für das Laubblatt typische Fiedernervatur besitzt. Der Übergang ist daran erkenntlich, daß die jungen Blätter etwa ein Drittel kleiner sind, als die innersten Schuppen; sie sind außerdem nicht von der den Schuppen eigentümlichen, derben Konsistenz und Farbe, sondern weich und milchweiß, ferner nicht aufgerollt und mit einer die Stielbildung andeutenden Verjüngung an der Basis versehen. Die Blattzähne des jungen Laubblattes sind als große, mehrzellige Sekretionsorgane ausgebildet, wie man besonders deutlich beim Aufbruch der Knospe erkennen kann. Gewöhnlich sind 4 Paar Laubblattanlagen vorhanden. Zuweilen ist die vertrocknete Spitze der äußersten Schuppen abgefallen, und nur ein sie von dem übrigen derben Gewebe der Schuppe trennender brauner Saum, dessen histologische Natur wir unten noch kennen lernen werden, übriggeblieben.

Anatomie der Schuppen. 1. Schuppenpaar. Die unterseitigen Epidermiszellen sind etwa ebenso breit wie hoch auf dem Querschnitte; sie besitzen starkverdickte (15 μ) Außenwände und keilförmige, nach der hinteren Tangentialwand zu spitz endigende Radialwände. Die äußere Verdickung der etwas breiteren als hohen Zellen der oberseitigen Epidermis beträgt nur etwa 5 μ. Die Verdickungen beider Epidermen wie auch die Radialwände der unterseitigen Epidermis sind stark kutisiert. Mit Chlorzinkjod färben sich zuerst die innersten Schichten der Verdickungen intensiv braun. Bei den unterseitigen Epidermiszellen greift die Kutisierung manchmal um die ganze Zelle herum (s. auch S. 281). Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt.

Die peripheren Mesophyllschichten, vorzüglich die 2—3 der unterseitigen Epidermis zunächst liegenden, sind kollenchymatisch (Bastkollenchym, de Bary). Außerdem besitzt die Schuppe im unteren Teil (in der Mitte des Querschnittes) ca. 15—17 parenchymatische Mesophyllreihen. Die Parenchymzellen haben ein weites, ziemlich gleichmäßiges rundes Lumen und rundliche bis

längliche Tüpfel; es sind nur kleine Interzellularen vorhanden. Im Parenchym finden sich zahlreiche Oxalatdrusen.

Ähnlich wie beim Laublatt, wo die Leitbündel bei ihrem Eintritt in den Blattgrund eine Rinne bilden, treten auch die Leitbündel in die Schuppe ein, spalten sich jedoch sehr bald auf, da ja keine dem Blattstiel entsprechende Zone ausgebildet ist. Die Leitbündel in den Schuppen sind, vor allem der Siebteil, nur schwach entwickelt.

Auf Längsschnitten erkennt man besonders deutlich die keilförmigen Verdickungen der Radialwände der unterseitigen Epidermis; die Epidermiszellen der Oberseite erscheinen jetzt etwas längsgestreckt. Die Zellen der Kollenchymschichten sind dickwandig, ohne Interzellularen miteinander verbunden und wenig längsgestreckt. Die Parenchymzellen sind ebenso breit wie hoch. Man sieht auf Längschnitten auch, daß zwischen dem unteren Gewebe der Schuppen und der trockenen braunen Spitze ein Periderm eingeschaltet ist, vorzüglich am oberen Rande der Schuppen. Die Korkzellen sind ganz flach, tafelförmig mit gewellten Radialwänden bis zu ca. 10 übereinander ausgebildet; darüber liegen einzelne zum Teil erst nach Einschaltung von Querwänden metakutisierte Zellen, die sich auch an den seitlichen Rändern der Schuppen, wo kein Periderm mehr entwickelt ist, als Grenze zwischen dem inneren Gewebe der Schuppen und dem äußeren trockenen Rand einschieben. Das übrige Gewebe des trockenhäutigen Saumes gibt keine Suberinreaktion; die Zellen sind vielfach zerstört, ihre Membranen stark gelb leuchtend; das Gewebe ist tot, größtenteils obliteriert und stark metadermisiert. Es gilt dies alles in geringerem Maßstab auch für den trockenen Saum der inneren Schuppen. Infolge der starken Krümmung der Schuppen liegt dieser Saum jeder Schuppe der nächst inneren fest an, dadurch schon, vorzüglich aber auch durch seine in der Anatomie begründeten physikalischen Eigenschaften einen außerordentlich guten Abschluß des Knospeninnern gegen die Außenwelt gewährleistend.

Die mittleren Schuppenpaare. Beim 2. Schuppenpaare sind die Verhältnisse noch im großen Ganzen dieselben. Im Maximum finden sich noch etwa 10 Mesophyllreihen. Das Kollenchym ist nicht mehr so stark entwickelt. Die Leitbündel sind sowohl in ihrem ganzen Verlauf stärker ausgebildet und verzweigt, als auch in ihrer anatomischen Struktur weiter differenziert als diejenigen der äußersten Schuppen. Die Tracheen sind in den Bündeln zu einem Strang vereint, im Mittelbündel finden sich etwa 30—35 Tracheen. Die Übergänge, die sich in anatomischer Hinsicht bei den folgenden beiden Schuppenpaaren finden, äußern sich in der Weise, daß die Differenzierung der Leitbündel weiter fortschreitet, daß das Mesophyll in seiner quantitativen Ausbildung zurückgeht; der kollenchymatische Charakter tritt ebenfalls weiter zurück, und schon beim dritten Schuppenpaare ist nur noch eine interzellularraumfreie, an die untere Epidermis anschließende Zellschicht vorhanden; ferner läßt bei den inneren Schuppen die epidermale Verdickung nach, und zwar in stärkerem Maße an den basalen, von

den äußeren Schuppen bedeckten Teilen, als an den unbedeckten Spitzenteilen; mit dem Nachlassen der Verdickungen geht eine Vorwölbung der tangentialen Außenwände der unterseitigen Epidermiszellen Hand in Hand. Spaltöffnungen finden sich auf keiner der Schuppen.

4. Schuppenpaar. Eine Schuppe des innersten Paares wollen wir in ihrem anatomischen Aufbau noch etwas genauer verfolgen und ihr dann die Anatomie des jungen Laubblattes gegenüberstellen. Wir betrachten einen Querschnitt aus der mittleren Zone der Schuppe und speziell die Mittelnervpartie. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind höher als breit und haben ein ovales Lumen; die äußere und die innere Tangentialwand ist stärker verdickt als die Radialwände. Die Zellen sind nach außen vorgewölbt und mit einer Kutikula bedeckt, die doppelt so dick ist, wie die Kutikula auf der Oberseite der Schuppe. Die Zellen der oberseitigen Epidermis besitzen gleichfalls verdickte Membranen, sind ebenso breit wie hoch und haben ein kreisförmiges Lumen.

Die Mesophyllzellen haben ein ebenso großes oder wenig größeres Lumen als die Epidermiszellen; das Gewebe besitzt den Charakter eines parenchymatischen Kollenchyms, es besteht aus rund herum gleichmäßig verdickten Zellen, die kleine, regelmäßige Interzellularen zwischen sich führen. Über und unter dem Mittelbündel sind die Mesophyllzellen kleinlumiger und vorzüglich peripher vollends kollenchymatisch.

Die außenseitige Verdickung der unterseitigen Epidermis beträgt über 6 μ, die der oberseitigen Epidermis bis zu 5 μ, und die gemeinsamen Membranen zweier Mesophyllzellen sind im Durchschnitt 5 μ dick.

Im Mittelbündel sind etwa 15 Tracheen vorhanden, die in Strängen von 1—2 Tracheen angeordnet sind; das dem Siebteil entsprechende Gewebe besteht aus kleinen, rundlumigen Zellen ohne Interzellularen. Diese Anordnung, vor allem der Tracheen im Leitbündel, entspricht durchaus, wie wir gleich sehen werden, dem Primärstadium des jungen Laubblattes, nur daß bei der Schuppe die Membranen des Leitbündelparenchyms und des Siebteilgewebes stärker verdickt sind.

Anatomie des Laubblattes. Wir betrachten analog, wie wir es bei den Schuppen getan, die anatomischen Verhältnisse aus der mittleren Höhe des Blattes in der Umgebung der Mittelnerven, und zwar zunächst des jungen Laubblattes aus der Knospe. Die unterseitigen Epidermiszellen sind höher als breit mit unverdickten Membranen und geraden Radialwänden. Die äußere Tangentialwand ist vorgewölbt und von einer dünnen Kutikula überzogen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind so hoch wie breit, ebenfalls von einer feinen Kutikula bedeckt und an der hinteren Tangentialwand wenig verdickt. Die Zellen beider Epidermen schließen an die nächstgelegenen Mesophyllzellreihen ohne Interzellularen an.

Die Mesophyllzellen sind abgerundet und im ganzen Mesophyll finden sich nur kleine Interzellularen. Neben dem Mittelbündel ist das Mesophyll 5 Zellagen hoch; die der oberseitigen Epidermis

zunächst gelegene Zellreihe besteht aus geradwandigen, etwas höheren als breiten Zellen, den späteren Palisadenzellen. Wie bei der Schuppe, so liegen auch im Mesophyll des jungen Laubblattes vereinzelte große Kalkoxalatdrusen.

Im Leitbündel sind etwa 8—10 Tracheen vorhanden, die, wie auch der hier sehr zarte Siebteil, genau dieselbe Anordnung zeigen, wie bei der innersten Schuppe. Die Tracheen sind in Strängen von 1—2 Tracheen angeordnet und lassen sich in dem jungen Gewebe gut durch Methylenblau hervorheben.

Auch das Mesophyll der letzten Schuppe ist neben dem Mittelbündel 5 Zellen hoch, wie wir oben sahen, nur ist dort die Ausbildung damit fertig, während hier beim jungen Laubblatte das ganze Gewebe noch meristematisch und nicht endgültig entwickelt ist. In dem nach innen zu folgenden Laubblatte sind die anatomischen Verhältnisse quantitav durchaus dieselben, nur befindet sich das Gewebe im ganzen auf einem noch embryonalen Zustande.

Ein Querschnitt durch den Mittelnerven eines ausgewachsenen Laubblattes zeigt die endgültige Ausbildung des Leitbündels; hier sind die Tracheen in Platten angeordnet von je 5—8 Tracheen. Nach der Unterseite zu verläuft im ausgewachsenen Laubblatte ein kräftiger Sklerenchym-Halbring. Peripher findet sich über und unter dem Leitbündel stark entwickeltes Kollenchym. Die Kollenchymzellen sind rundherum verdickt und besitzen 5 μ dicke gemeinsame Membranen. Am Mittelnerven ist das Mesophyll im ganzen etwa 30 Zellreihen stark entwickelt. Das Mesophyll der übrigen Blattlamina ist nur in durchschnittlich 6 Zellreihen ausgebildet. Von diesen ist gewöhnlich eine Reihe als Palisadenparenchym entwickelt. Die Epidermiszellen der Oberseite sind weitlumig, breiter als hoch, wenig vorgewölbt und an der äußeren Tangentialwand 2,4 μ dick, diejenigen der Unterseite sind von gleicher Gestalt und weisen gleiche Verdickungen auf, sie sind nur im Ganzen kleiner. An der Mittelnervzone beträgt die Verdickung der Epidermiszellen das doppelte; die Verdickungen sind nicht kutisiert. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Im Mesophyll finden sich große Kalkoxalatdrusen.

Vergleich zwischen Schuppen und Laubblatt. Wie die vorhergehende Gegenüberstellung zeigt, ist die Übereinstimmung der anatomischen Struktur einer inneren Knospenschuppe und eines jungen Laubblattes aus der Knospe eine äußerst weitgehende, so daß wir den morphologischen Charakter der Schuppe auch daran zu erkennen vermögen.

Die Übereinstimmung betrifft vorzüglich die Gestalt der Epidermiszellen, die Anzahl der Mesophyllzellreihen und die Größe und Anordnung der Tracheen. Während die innersten Schuppen auf dem Stadium der Entwicklung, welches die ersten jungen Laubblätter zu der Zeit (im Oktober) erreicht haben, stehengeblieben sind, haben die äußersten Schuppen eine quantitative Vermehrung des Mesophylls erfahren, welche auf eine Förderung hauptsächlich der Mittelnervregion hindeutet. Die Weiterentwicklung des Laubblattes äußert sich ebenfalls in einer Vermehrung

des Mesophylls vorzüglich an den Blattnerven, ferner in einer starken Weiterdifferenzierung der Leitbündel, sowie in einer verschiedenartigen Ausbildung des Mesophylls der Blattober- und -Unterseite. Die Art nnd Weise der qualitativen Weiterdifferenzierung der Schuppe ist relativ einfach; es handelt sich um eine allseitig durchgreifende Membranverdickung und um Kutisierung der epidermalen Verdickungen. Es wird so die den Schuppen und dadurch der ganzen Knospe eigentümliche mechanische Festigung erreicht. Sklerenchym gelangt in den Schuppen nicht zur Ausbildung, wohl, wie wir oben gesehen haben, bei der Fertigstellung der Laubblattlamina.

Evonymus verrucosus und *E. europaeus* verhalten sich bezüglich der morphologischen und anatomischen Eigenschaften ihrer Knospenschuppen ganz ähnlich wie *E. latifolius*. Von den übrigen untersuchten Knospen reihen sich diesem Typus noch an: die unterirdischen Knospen von *Euphorbia Esule*, wenigstens deren mittlere Schuppen, ferner *Anaphalis margaritacea* und *Veronica austriaca.*

2. Typus. *Dictamnus albus.*

Wir haben es bei *Dictamnus* mit unterirdischen Knospen zu tun. Die Knospen sind im Winter in allen möglichen Entwicklungsstufen vorhanden, von ganz jungen, völlig geschlossenen, kugeligen bis zu großen elliptischen, schon austreibenden und teilweise über den Erdboden ragenden Knospen. An den Knospen sind zahlreiche Schuppen (20—25) vorhanden. Die einzelnen Schuppen sind dünnhäutig und werden nach innen zu zunächst immer größer; die äußeren sind mehr oder weniger zugespitzt, die mittleren und inneren von eiförmiger, ganzrandiger Gestalt; die inneren Schuppen werden wieder kleiner und gehen allmählich in die einfache Blattform über. Es sind in den Knospen ca. 15 junge Laubblätter angelegt. Die ersten Laubblätter sind einfach und ganzrandig. Die später erscheinenden sind gefiedert, dazwischen finden sich alle Übergänge. Den zuerst erscheinenden einfachen Laubblättern entsprechen die Schuppen in morphologischer Beziehung. Der Leitbündelverlauf ist in den Schuppen relativ kompliziert; schon in den äußersten Schuppen bilden die 3 Hauptbündel Verzweigungen in Nerven erster Ordnung (s. Figur), und schon bei den mittleren Schuppen finden wir eine gut ausgebildete Netznervatur. Die 3 Hauptbündel verlaufen dabei in den Schuppen getrennt voneinander und parallel. Ebenso treten in das Laubblatt 3 Leitbündel ein und bilden durch weitgehende Verzweigung eine netzadrige Nervatur. Hauptsächlich an den Spindeln und am Blattgrunde der jüngeren Fiederblätter stehen mehrzellige Trichome, die indessen bei den jungen Laubblättern innerhalb der Knospen noch nicht fertig ausgebildet sind.

Anatomie der Schuppen. Wir wollen zunächst die anatomischen Verhältnisse der äußersten Schuppen untersuchen. Die unterseitigen Epidermiszellen sind an der äußeren Tangentialwand 2,8—3 μ dick, die Verdickungen sind nicht kutisiert, dagegen, wie

die Untersuchung mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt, verholzt; ebenfalls sind die Radialwände der Epidermiszellen, sowie die mit den benachbarten Korkzellen gemeinsamen Primärmembranen verholzt. Die Epidermis ist von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Radialwände der Epidermiszellen sind sehr dünn und gewellt. Die ganze Epidermis ist metakutisiert, ihre einzelnen Zellen haben ein weites Lumen. Unter der unterseitigen Epidermis liegt ein 5—7 Zellschichten hohes Periderm. Die Korkzellen besitzen äußerst zarte Membranen und sind meist infolge starker Faltung der Tangential- und Radialwände, sowie durch mehr oder weniger ungleichmäßig erfolgende Bildungsweise nicht sehr deutlich als in Radialreihen angeordnet erkenntlich; zuweilen gelangt auch durch die Tätigkeit des Phellogens nach innen, vorzüglich bei den äußeren Schuppen, ein 2—3schichtiges, schön regelmäßiges Phelloderm zur Ausbildung (vergl. Fig.). Die Suberinreaktion wurde überall mit Eau de Javelle und Sudan ausgeführt, sowie mit Chromsäure nachgeprüft. Die Schnitte wurden etwa durch die Mitte der Schuppen geführt, darauf beziehen sich also die quantitativen Angaben. Außer den durch die Phellogentätigkeit entstandenen Produkten sind in der Mitte des Querschnittes durchschnittlich 9 Mesophyllzellreihen zur Ausbildung gelangt. Das Mesophyll besteht aus rund- und weitlumigem Parenchym, das nur kleine Interzellularen führt. Die Membranen sind verdickt, und die Dicke der gemeinsamen Membranen beträgt etwa 5 μ, jedoch wird häufig in den Zellen noch je eine, die Mitte des Lumens durchziehende, wenig verdickte Querwand eingeschaltet. Das Mesophyll färbt sich gut und gleichmäßig mit Chlorzinkjod und ist keineswegs metadermisiert. Öldrüsen sind in allen Schuppen in gleichmäßiger Verteilung ziemlich reichlich vorhanden und veranlassen analog wie im Laubblatte durchsichtige Punkte. Die Tüpfel im Mesophyll sind groß und rundlich.

Die Leitbündel sind, vor allem im Siebteil, sehr reduziert; jedes Leitbündel besteht aus einem Tracheenstrang von durchschnittlich 8—10 Tracheen. Die oberseitigen Epidermiszellen besitzen ein langgestrecktes, elliptisches Lumen und sind etwa dreimal so breit wie hoch; die äußeren Tangentialwände sind 2 μ dick und nach außen vorgewölbt. Über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula. Im Mesophyll finden sich zahlreiche Kalkoxalatdrusen. Auf Längsschnitten zeigen die Mesophyllzellen keine Streckung, nur in den der oberseitigen Epidermis benachbarten Zellschichten. Auf Längsschnitten sieht man ferner, daß das Periderm etwas unterhalb der Schuppenspitze das Mesophyll quer durchdringt und auf der Oberseite ein wenig umbiegt. Der oberhalb des Querperiderms noch vorhandene, stehenbleibende Spitzenteil dieser äußeren Schuppe ist durchweg metakutisiert.

Die nächsten Schuppen, also etwa die 4. bis 6. Schuppe, sind noch im oberen mit der Luft direkt in Berührung stehenden Teile an der Unterseite von einem Periderm bedeckt, welches im Maximum in 5 Zellreihen entwickelt wird, während das Phelloderm kaum noch oder höchstens eine Reihe stark zur Entwicklung gelangt. Das Periderm verjüngt sich nach dem basalen Teil der

Schuppe zu allmählich, ebenso wie dies auch bei den äußersten Schuppen der Fall ist. Der Bau des Mesophylls, das auf mittlerer Höhe der Schuppen etwa 10 Zellreihen stark ist, und die anatomische Ausbildung seiner Zellmembranen entspricht den oben beschriebenen Verhältnissen bei den äußersten Schuppen.

Da bei den jungen Knospen durch die ersten 4—6 Schuppen die nach innen zu folgenden Blätter vollständig von der äußeren Luft abgeschlossen sind, so wird durch die Verteilung des Periderms auf den äußeren Schuppen eine allseitig geschlossene Korkhülle um das Knospeninnere gebildet. Bei den mittleren und inneren Schuppen werden keine Korkzellen mehr ausgebildet.

Die innersten Schuppen sind aus einem, im ganzen recht zarten Gewebe aufgebaut. Die Epidermiszellen sind an der Oberseite weitlumiger, als an der Unterseite; die oberseitigen Epidermiszellen sind nach außen vorgewölbt. Das Mesophyll ist in 10—11 Zellreihen ausgebildet. Im Leitbündel sind 7—9 Tracheen vorhanden. Alle Schuppen führen Stärke.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Der Struktur der innersten Schuppen analog ist die Struktur der ersten Laubblätter aus der Knospe, nur daß das Gewebe der letzteren noch embryonalen Charakter trägt. Das zartparenchymatische Mesophyll ist ebenfalls in 10—11 Reihen ausgebildet. Das Hauptbündel führt 5—7 Tracheen. Auf diesem Stadium der Entwicklung sind also die innersten Schuppen stehengeblieben. Die äußersten Schuppen sind auf einem wenig früheren Entwicklungszustande gehemmt worden, haben aber dann eine für ihre physiologische Aufgabe bemerkenswerte qualitative und quantitative Veränderung erfahren in der Ausbildung eines Periderms. Die quantitative Entwicklung des Laubblattes ist auf dem oben beschriebenen Jugendstadium schon beendet, denn auch das ausgewachsene bifaciale Laubblatt besitzt ein durchschnittlich 10—11 Zellreihen starkes Mesophyll, unter diesen ist gewöhnlich eine als Palisadenzellreihe ausgebildet. Die Zellen beider Epidermen des ausgewachsenen Laubblattes sind breiter als hoch, die tangentiale Außenwand der oberen Epidermis ist 4 μ, die der unteren Epidermis 2,4 μ dick. Während die Leitbündel des jungen Laubbündels aus der Knospe im Primärzustande der Zahl und Anordnung der Tracheen nach weitgehend übereinstimmen mit denen der inneren Schuppen, zeigen die Leitbündel des fertigen Laubblattes eine davon abweichende starke Weiterentwicklung. Im Hauptnerven des ausgewachsenen Laubblattes stehen die Tracheen des Leitbündels in zahlreichen Platten angeordnet, mit 6—7 Tracheen in einer Platte. Das Leitbündel ist beiderseits von einer 3 Zellen hohen Zone weitlumiger, unverholzter, sklerenchymatischer Parenchymzellen bedeckt. In den Nebenbündeln ist meist nur ein größerer Tracheenstrang vorhanden. Wie in den Schuppen, so finden sich auch im Mesophyll des Laubblattes vereinzelte große Kalkoxalatdrusen verstreut.

Ich möchte hieran anschließend noch eine Erscheinung erwähnen, die mir beim Konservieren der Knospen auffiel. Die

Knospen wurden in 80prozentigem Alkohol konserviert, und es zeigte sich später, besonders deutlich bei etwas größeren Knospen, daß die Schuppen sich stramm aufgespannt hatten. Die anatomische Untersuchung zeigt, daß an der Grenze des Phelloderms und des Mesophylls eine Gewebszerreißung stattfindet. Wie der Vorgang des Aufblähens der Schuppen zu erklären ist, bedarf noch einer näheren Untersuchung; vielleicht beruht er auf einer Semipermeabilität der Kutikula, und es ließen sich hieran physiologische Untersuchungen betreffs der Kutikula-Eigenschaften anstellen. Zu bedenken ist allerdings dabei, daß auf der Unterseite der Schuppen zahlreiche Spaltöffnungen sitzen, die mit dem Interzellularensystem des Gewebes in Verbindung stehen; jedoch schienen die Spaltöffnungen alle geschlossen zu sein. Die Erscheinung steht übrigens nicht vereinzelt da. Ich fand sie, wenn auch nicht so deutlich, unter anderem bei *Chenopodium bonus Henricus* und *Syringa persica.*

3. Typus. *Syringa Josikaea.*

Die Knospen wurden im November gesammelt; es wurden hauptsächlich die Endknospen ausführlicher untersucht. An der Knospe finden sich meist vier — zuweilen auch fünf — Paar kreuzgegenständige Schuppen und etwa ebenso viel junge Laubblattanlagen. Durch längeres Kochen mit Chloralhydrat und Abzupfen der unterseitigen Epidermis (bezw. der sich an sie anschließenden weiter unten beschriebenen metakutisierten Mesophyllschichten) läßt sich die Nervatur deutlich sichtbar machen; sie entspricht der Fiedernervatur des Laubblattes; in den mittleren Schuppen erstreckt sich die Verzweigung der Leitbündel schon auf relativ hohe Ordnung. Die Schuppen lassen sich indes durch ihre derbere Konsistenz, die stärkere Aufrollung und die braune Färbung des Randes bezw. bei den inneren, nur noch der Spitze, leicht von den jungen Laubblättern unterscheiden, die sich durch größere Zartheit des Gewebes, durch die kleinere Form und eine basale Verjüngung auszeichnen. Im Durchschnitt ist etwa eine Schuppe des innersten Paares 4 mm und eins der äußersten Laubblätter $3^1/_2$ mm lang. Der Übergang von den Schuppen zu den Laubblättern ist jedoch bezüglich der äußeren Formen ein allmählicher, da die Laubblätter noch keinen Blattstiel ausgebildet haben.

Anatomie der Schuppen. Schuppe des 1. Paares. Zuweilen sind diese ersten Schuppen besonders dick und dann weniger breit, so daß der Querschnitt halbkreisförmig, statt wie bei den inneren Schuppen sichelförmig, wird; es handelt sich dann um eine besonders starke Ausbildung der Mittelnervregion, während die Randzone dünn und trockenhäutig bleibt. Der trockene Saum liegt den nach innen zu folgenden Schuppen dicht an. Auf der Unterseite der Schuppen stehen vereinzelte, einzellige, dickwandige Haare.

Die unterseitigen Epidermiszellen sind von unregelmäßiger Gestalt, mit zarten, oft stark gewellten Radialwänden, so daß das

Lumen oft sehr klein ist. Die äußere Tangentialwand erreicht eine Dicke von 8—8,5 μ und ist stark kutisiert. Die kutisierten Lamellen färben sich kräftig gleichmäßig rot mit Sudan. Die oberseitigen Epidermiszellen besitzen 3,6 μ Dicke, ebenfalls kutisierte Außenwände, und sind, wie auch die unterseitigen Epidermiszellen, von einer dünnen Kutikula überzogen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind breiter als hoch und haben ein unregelmäßiges Lumen

In diesen äußersten Schuppen werden bis zu 30 Mesophyllschichten ausgebildet; die der unterseitigen Epidermis benachbarten Mesophyllschichten schließen sich an sie und untereinander ohne Interzellularen an, ihre Membranen sind 4—5 μ dick. Die Mesophyllzellen besitzen spaltenförmige Tüpfel. Bis zu 8 Reihen des peripheren unterseitigen Mesophylls sind metakutisiert, jede dieser Zellen besitzt eine mit Eau de Javelle und Sudan deutlich sichtbar zu machende Suberinlamelle. Es handelt sich hier gewissermaßen um eine Mittelstufe von Metakutis und Periderm, welche aber durchaus, wie sich namentlich aus der Untersuchung der späteren Winterzustände ergibt, mehr von dem Charakter einer Metakutis besitzt. Jedenfalls bekommen die Zellen der der unterseitigen Epidermis zunächst gelegenen Reihe, die alle ein relativ weites Lumen besitzen, ohne weiteres eine Suberinlamelle eingelagert; die Zellen der darunter liegenden Reihen gehen jedoch häufig, ehe sie eine Suberinlamelle bekommen, mehrere tangentiale und radiale Teilungen ein. Im ganzen wird hier (vergl. auch *Viburnum)* niemals eine phellogene Schicht ausgebildet; die gegenseitige Abgrenzung der Zellen erfolgt ferner recht unregelmäßig, so daß die Zellen ein polygonales Lumen bekommen und das ganze Gewebe durchaus den für ein echtes Periderm typischen Charakter der regelmäßigen radialen Anordnungen entbehrt. An der Oberseite der Schuppen ist unter der Epidermis im allgemeinen nur eine Reihe metakutisierter, weitlumiger Zellen vorhanden, seltener tritt auch hier in vereinzelten Zellen vor der Einlagerung der Suberinlamelle eine ein- bis zweimalige Teilung auf. Zuweilen metakutisieren auch noch die Zellen der oberen Epidermis selbst. Auf die Suberinlamelle wird noch eine zarte Kohlehydratlamelle aufgelagert.

Der oberseitigen Epidermis naheliegend finden sich im ganzen Querschnitt der Schuppe einzelne Gruppen von großen Sklerenchymzellen. Die Sklerenchymzellen färben sich ziemlich intensiv rot mit Phloroglucin-Salzsäure, sind deutlich lamelliert und besitzen stark verdickte Wände mit zahlreichen, teils verzweigten Tüpfelkanälen. Auf Längsschnitten erkennt man, daß die Sklerenchymzellen von annähernd isodiametrischer Gestalt sind.

Die Leitbündel sind bei diesen Schuppen außerordentlich reduziert, in dem größten Bündel finden sich 10—15 Tracheen zu einem Strang vereint.

Schuppe des 2. Paares. Die anatomischen Verhältnisse einer Schuppe des 2. Paares entsprechen qualitativ durchaus denjenigen der äußersten Schuppen. In der Mitte des Querschnittes sind noch etwa 20 Mesophyllzellreihen vorhanden. Die metakutisierten Zellen

sind teilweise in den gemeinsamen Primärmembranen, vorzüglich in den Zwickeln kutisiert. Die Metakutisierung hat aber nachgelassen, an der Unterseite der Schuppe sind noch 5 Zellreihen, an der Oberseite zuweilen noch eine Reihe des Mesophylls, oft aber auch nur die Epidermis allein, metakutisiert. Die Verdickung der Epidermen ist noch gerade so stark, wie bei den Schuppen des 1. Paares. Längsschnitte zeigen, daß sämtliche Zellen fast ungestreckt, also von isodiametrischer Gestalt sind. In allen Zellen des Parenchyms -- das gilt auch für alle anderen Schuppen — finden sich außerordentlich reichlich die für die Oleaceen charakteristischen Kalkoxalatkristallnadeln. Die Sklerenchymzellen sind in reichlicher Anzahl ausgebildet und jetzt nicht nur unterhalb der Leitbündel, sondern auch zwischen ihnen und teilweise sogar über sie hinübergreifend vorhanden.

Schuppe des 3. Paares. Bei einer Schuppe des 3. Paares sind noch 16—20 Mesophyllzellreihen vorhanden. Die Membranen der Parenchymzellen färben sich, wie auch schon bei den Schuppen der äußeren Paare, mit Chlorzinkjod blau, ohne vorherige Behandlung mit Eau de Javelle. Die Leitbündel sind gegenüber denen der Schuppen des 2. Paares bedeutend besser entwickelt, im ganzen aber immer noch sehr reduziert, vorzüglich im Siebteil. Die Tracheen stehen in ein- oder mehrreihigen Platten, bis zu 7 Tracheen in einer Platte; es sind 6 oder mehr Platten vorhanden. Die Verdickung der Mesophyllzellen ist hier gerade halb so stark wie bei den äußersten Schuppen, ihre gemeinsamen Wände sind 2,4 μ dick. Die Sklerenchymzellen sind in fast ununterbrochener Reihe zur Ausbildung gelangt und der oberseitigen Epidermis genähert; so aber, daß sich zwischen ihnen und der Epidermis noch eine Reihe parenchymatischer Zellen befindet. Die Zellen der oberseitigen Epidermis sind breiter als hoch, an der äußeren Tangentialwand kaum noch verdickt und nicht kutisiert. Die unterseitigen Epidermiszellen sind außen noch stark verdickt und kutisiert. Beide Epidermen sind von einer dünnen, gewellten Kutikula bedeckt. Die Metakutisierung ist fast ganz verschwunden. Auf der Oberseite wie auf der Unterseite der Schuppen finden sich vereinzelte Haare.

Schuppe des 4. Paares. Die unterseitigen Epidermiszellen sind etwa ebenso hoch wie breit, mit geraden Radialwänden an der tangentialen Außenwand unverdickt und von einer zarten Kutikula bedeckt. Die oberseitigen Epidermiszellen sind von derselben Struktur, nur etwas weitlumiger und unterhalb der Mittelnerven breiter als hoch. Das Mesophyll ist neben dem Mittelnerven noch etwa 14 Zellreihen, mehr nach dem Rande der Schuppe zu noch 9 Zellreihen stark. Das Mesophyll besteht aus runden, relativ weitlumigen Parenchymzellen mit reicher Netzspalten-Tüpfelung und kleinen Interzellularen. Die gemeinsamen Membranen der Mesophyllzellen sind 1 bis 1,2 μ dick. Die beiden peripheren Mesophyllagen schließen ohne Interzellularen an die Epidermen an und sind mehr oder weniger deutlich in der Richtung senkrecht zu den Epidermen gestreckt. Die Sklerenchymzellen sind stark entwickelt, vorzüglich unter den Mittelnerven, und von derselben

Größe und Form wie bei den äußeren Schuppen. Auf der Unterseite der Schuppe stehen ziemlich reichlich kurze, einzellige Haare. In den Nerven höherer Ordnung sind die Tracheen, 6—10 an der Zahl, zu einem Strang vereint, im Mittelbündel finden sich bis 50 Tracheen, die in mehreren Strängen bezw. Platten angeordnet sind. Der Siebteil ist den anderen Schuppen gegenüber bedeutend besser differenziert. Diese Schuppen, wie auch schon die äußeren, führen im Parenchym ziemlich reichlich Stärke. Spaltöffnungen sind auf den Schuppen nicht vorhanden.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen.

Zunächst wollen wir ein junges Laubblatt des ersten Wirtels aus der Knospe untersuchen. Die Epidermiszellen sind von derselben Form wie bei der eben beschriebenen innersten Schuppe, nur diejenigen der Oberseite um 2 μ in jeder Ausdehnung kleiner; beide Epidermen sind ferner von einer zarten Kutikula überzogen. Das Mesophyll ist neben dem Mittelnerven 14, weiter seitlich 9 Zellreihen stark. Die Interzellularen im Mesophyll sind sehr klein, da die Abrundung der Zellen gegeneinander erst im Beginn ist. Die beiden peripheren Lagen schließen ohne Interzellularen an die Epidermis an, wie wir das auch bei allen Schuppen fanden, und sind ebenfalls gestreckt, vorzüglich diejenigen der Oberseite — die späteren Palisaden —, welche etwa dreimal so hoch als breit sind. Auch das für die Leitbündel bei der letzten Schuppe Gesagte paßt wörtlich fast für die Verhältnisse beim jungen Laubblatte. Im Mittelnerven finden sich ca. 40 Tracheen in kurzen Platten oder Strängen angeordnet. Die Siebteilanlage ist noch embryonal. Die Nerven höherer Ordnung besitzen nur je einen kleinen Tracheenstrang. Auf der Unterseite des Blattes stehen ganz vereinzelte Haare. Kristallnadeln finden sich ebenfalls hier wie bei allen Schuppen. Den Schuppen gegenüber ist das junge Laubblatt besonders dadurch charakterisiert, daß noch keinerlei Sklerenchym zur Ausbildung gelangt ist. Die Ausbildung von sklerenchymatischen Elementen erfolgt auch beim Heranwachsen des Laubblattes in ganz anderer Weise als bei den Schuppen, und zwar werden keine Sklerenchymzellen ausgebildet, sondern nur lange, beiderseits spitze Sklerenchymfasern, die einzeln oder in kleinen Strängen angeordnet und im ganzen nur in geringer Anzahl über dem Mittelnerven des Laubblattes liegen. Die Sklerenchymfasern färben sich meist nicht nachweislich mit Phloroglucin-Salzsäure, sind also im allgemeinen unverholzt. Im Mittelbündel des ausgewachsenen Laubblattes stehen die Tracheen in zahlreichen, gutentwickelten Platten angeordnet, mit bis zu 10 Tracheen in einer Platte.

Das über und unter dem rinnenförmigen Leitbündel ausgebildete Mesophyll des Blattmittelnerven erreicht insgesamt eine Stärke von 30—35 Zellagen. Dieses Mesophyll besteht größtenteils aus weit- und rundlumigem Parenchym mit unverdickten Membranen und kleinen dreieckigen Interzellularen. Nur die 3 peripheren Lagen zeichnen sich durch kollenchymatische Verdickungen aus. Die Verdickung der äußeren Tangentialwand beider

Epidermen beträgt 3,5 μ. Nahe dem Mittelnerven ist das Mesophyll der Blattlamina 9—10 Zellreihen stark, von diesen sind in der Regel die 1—2 an die obere Epidermis anstoßenden Reihen als Palisaden ausgebildet. Die Epidermiszellen sind breiter als hoch und außen nur wenig verdickt. Das Mesophyll der übrigen Lamina ist teilweise noch dünner als 9 Zellreihen.

Wir sehen also deutlich, daß die innersten Schuppen mit dem ersten jungen Laubblatte in anatomischer Beziehung denkbar genau übereinstimmen. Die äußeren Schuppen haben, abgesehen von der geschilderten qualitativen Veränderung, der Metakutisierung und Membranverstärkung, eine ziemlich starke quantitative Veränderung durch Vermehrung der Mesophyllzellreihen erfahren, welche der Zahl nach bei den äußersten Schuppen den Verhältnissen des Mittelnervmesophylls des ausgewachsenen Laubblattes nahe kommen können. Die Verstärkungen der Zellmembranen, vorzüglich der Epidermen, bleiben hinter denjenigen der äußeren Schuppen zurück. Das Leitbündelgewebe erreicht, im Unterschiede zu den Schuppen, bei der Ausbildung des Laubblattes eine bemerkenswerte Weiterentwicklung. Bei allen Schuppen, auch noch bei den innersten, finden wir eine ziemlich gleichmäßige Ausbildung des ganzen Mesophylls, während beim Laubblatte eine den bifacialen Charakter bedingende Differenzierung des Mesophylls in Palisaden und Schwammparenchym stattfindet.

Die Knospenschuppen dieser in Ungarn heimischen Species sind also in physiologischer Beziehung durch die Metakutisierung und in rein mechanischer Beziehung durch die Ausbildung von Sklerenchymzellen in ausgezeichneter Weise ausgestattet. Die Metakutisierung der Knospenschuppen nimmt während des Winters von der Ober- und Unterseise nach innen zu fortschreitend immer weiter zu, so daß wir z. B. im Februar bei einer Schuppe des 2. Paares, wenigstens im oberen Teile, das ganze parenchymatische Gewebe metakutisiert finden. Die Schuppenhülle bildet, als Ganzes genommen, einen vorzüglichen Abschluß der jungen Laubblätter gegen die Außenwelt, dadurch, daß sich bei den inneren Schuppen die Metakutisierung wenigstens noch auf den Rand und die Spitze erstreckt, und dadurch, daß sich, wie schon erwähnt, die Ränder der äußeren und mittleren Schuppen dicht den nach innen zu folgenden Schuppen anlegen (vergl. *Evonymus*).

Untersucht man Knospen im Sommer (Juni), so kann man die Bildung der Metakutis und die dabei erfolgenden Teilungsvorgänge der Zellen verfolgen. Zu dieser Zeit sind die Schuppen des ersten Paares an der Unterseite erst mit 1—2 fertig ausgebildeten metakutisierten Zellreihen versehen; an der Oberseite beginnt gerade die Metakutisierung.

Was den Abfall der Knospenschuppen betrifft, so sei erwähnt, daß sich eine quer die Basis der Schuppen durchsetzende 5—6 Zellen hohe metakutisierte Zone ausbildet, deren Zellen entweder ohne weiteres oder erst nach einer einmaligen Teilung metakutisieren. Diese Zone schließt sich beiderseits an das Periderm der Achse an. Die Abtrennung erfolgt beim Aufspringen der Knospen dicht ober-

halb der Quermetakutis. Ein besonderes Trennungsgewebe fand ich nicht ausgebildet. Auch der Abschluß der Laubblattnarbe erfolgt nicht durch Ausbildung eines Periderms, sondern ganz analog wie bei den Schuppen durch Metakutisierung des basalen Blattgrundparenchyms. Die Metakutisierung beginnt von der Außenseite her und ist bereits im Juni zu ein Drittel vorgedrungen. *Syringa Josikaea* scheint sich also anders zu verhalten wie *S. vulgaris* und *S. persica,* deren Blattnarben, nach Staby, erst im 2. Jahre nach dem Blattfall durch ein Periderm verschlossen werden. Die Erscheinung der Vernarbung durch Metakutisierung dürfte wohl häufiger vorkommen. Ob bei *S. Josikaea* analog wie bei *Stuartia* (s. u.) später der Narbenschutz noch durch ein Periderm verstärkt wird, habe ich nicht untersucht.

Syringa persica stimmt darin mit *S. Josikaea* überein, daß das Mesophyll der äußeren Schuppen teilweise oder ganz metakutisiert. Die unterseitigen Epidermiszellen sind stark verdickt und die Verdickungen kutisiert. Sklerenchymzellen sind nicht vorhanden. Letztere finden sich dagegen wohl im Mesophyll der Schuppen von *Syringa vulgaris,* aber bei dieser Species unterbleibt die Metakutisierung. Auch hier ist die unterseitige Epidermis außen stark verdickt. Spaltöffnungen finden sich nach Goebel (1880) und Schumann (1889) auf den Schuppen, allerdings in meist unfertigem Zustande. Die inneren Schuppen, sowie die jungen Laubblätter sind ferner durch den Besitz von zahlreichen kleinen Drüsenzotten ausgezeichnet (s .S. 226). Ebenfalls durch den Besitz von Drüsenzotten, wenigstens am unteren Rande, ist *Ligustrum vulgare* ausgezeichnet. Hier metakutisieren die 1—2 an die untere Epidermis anschließenden Mesophyllzellreihen der äußeren Schuppen. Die äußeren Schuppen von *Forsythia suspensa* und *Diervilla florida* sind, wie man besonders deutlich auf Längsschnitten erkennt, ganz oder teilweise metakutisiert, ebenso der größte, äußerlich an der braunen Farbe erkenntliche Teil der Knospenschuppen von *Daphne Mezereum.* In den Schuppen von *Diervilla* finden sich auch in den peripheren Mesophyllschichten Sklerenchymzellen.

Lonicera alpigena reiht sich in vielen Stücken dem hier beschriebenen Typus an, diese Species wurde indes noch einer eingehenderen Untersuchung unterzogen, die im folgenden Abschnitt dargestellt ist.

4. Typus. *Lonicera alpigena.*

Die Knospen wurden im November gesammelt. Es finden sich — bei Endknospen mehr als bei Seitenknospen — 13—15 Blattpaare, wobei aber nur die innersten 3—5 Paare junge Laubblattanlagen darstellen, welche von 9—11 Paar Knospenschuppen umhüllt werden. Die Schuppen stehen kreuzgegenständig und decken sich dachziegelartig; bis zum 5. Paare nehmen sie an Größe zu (bis zu 10 mm) und werden dann wieder kleiner. Die Knospenschuppen entsprechen dem ganzen Blatte, wobei allerdings ein gewisser Übergang zu erkennen ist, in sofern als die äußersten

Schuppen hauptsächlich dem Blattgrunde entsprechen, und erst bei den inneren dann mehr die Spreite in Erscheinung tritt. Die äußersten Schuppen besitzen am Grunde eine höckerartige Anschwellung und laufen in eine lange, dünne Spitze aus, die sich als die verkümmerte Lamina erweist und auch manchmal abgestoßen ist. Durch den Grund ziehen 3 Leitbündel, die sich nicht verzweigen und nach oben zu konvergieren. In der Regel ist nur ein Schuppenpaar dieser Art ausgebildet, das außerdem durch seine Kleinheit nicht wesentlich ist für den Schutz der ausgewachsenen Knospe, so daß wir hier ruhig von Laminarschuppen sprechen können. Schon die Schuppen des 2. und 3. Paares zeigen eine regelmäßige, breitdreieckige Form mit einer nur noch sehr kleinen verkümmerten Spitze; sie sind sehr dünnhäutig und etwas querrunzelig auf der Unterseite. Auch die nächsten Schuppen sind noch in allen Teilen sehr dünn (4 Zellagen) und zeigen in einer reichen Folge von Übergängen einen mit der Nervatur des Laubblattes immer mehr übereinstimmenden Leitbündelverlauf. Bei einem jungen, in Chloralhydrat aufgehellten Laubblatte sieht man 3 Hauptnerven, von denen der mittlere sich im oberen Teile der Lamina fiederig aufspaltet, während die beiden seitlichen, dicht neben ihm verlaufend, nur nach der einen, ihm abgewandten Richtung ihre Zweige höherer Ordnung entsenden. Genau so verhält es sich bei den Schuppen, nur daß bei der relativ breiten Gestalt der Schuppen die 3 Hauptnerven weiter voneinander getrennt verlaufen und um so weniger Nebennerven höherer Ordnung bilden, als die Schuppen weiter nach außen an der Knospe stehen.

Erst die inneren Schuppen werden etwas derber, und zwar zunächst im unteren Teile, während der obere Teil noch häutig bleibt, und zwar in so geringerer Ausdehnung, je weiter die Schuppe im Inneren der Knospe steht.

An sämtlichen Blättern sind weder Haarbildungen, noch Drüsenzotten vorhanden. Alle Schuppen sind auf der Unterseite mit Spaltöffnungen versehen.

Anatomie der Schuppen. Wir beginnen mit einer Schuppe des 3. Paares, da diese in ihrer ganzen Ausdehnung gleichartig aufgebaut ist und sich bei ihr die anatomischen Verhältnisse des auch allen anderen äußeren Schuppen in mehr oder weniger großem Maße zukommenden schon erwähnten, äußerlich braunen und häutigen Gewebes studieren lassen. Die ganze Schuppe ist im Mittel nur 80 μ dick.

Die unterseitigen Epidermiszellen sind ebenso hoch wie breit, die Außenwände verdickt (4—5 μ) und nach außen vorgewölbt; die äußersten Lamellen wie die darüber ziehende Kutikula sind ziemlich stark gewellt. Die verdickte Außenwand ist sehr stark kutisiert, so daß ein vollständiges Verseifen erst nach längerem Kochen mit Kalilauge erreicht wird. Die dünne Kutikula hebt sich daher in mit Sudan gefärbten Präparaten nicht ab, sie läßt sich indes sichtbar machen durch Behandeln mit konzentrierter Schwefelsäure. Die Radialwände der Epidermiszellen sind nicht kutisiert. Die oberseitigen Epidermiszellen sind mehr weitlumig,

breiter als hoch und besitzen allseitig gleichmäßige, verhältnismäßig dünne Membranen; über die oberseitige Epidermis verläuft ebenfalls eine sehr dünne Kutikula.

Beide Epidermen sind metakutisiert, jeder Zelle ohne Unterbrechung ist eine ringsherum laufende dünne Suberinlamelle eingelagert (s. Fig. 4). Das ganze Gewebe ist tot. Untersucht man Knospen im Sommer, so findet man schon im Juli die äußersten Schuppen abgestorben.

Das Mesophyll, in der Mitte der Schuppe etwa 4 Zellreihen umfassend, besteht größtenteils aus obliteriertem Gewebe; die Membranen sind teilweise stark verquollen. In der Regel bleibt nur die der unterseitigen Epidermis zunächstliegende Zellreihe in ihrer ursprünglichen Form erhalten und schließt mit nur kleinen Interzellularen an die Epidermiszellen an. Die Membranen dieser Zellen sind etwa 2 μ dick. An diese Zellreihe einerseits und an die oberseitige Epidermis andererseits schließt sich nun eine 4—5 μ dicke Leiste verquollener Membranen der übrigen Mesophyllzellen an. Die Lumina dieser Zellen sind fast ganz verschwunden. Unter den mittelsten Mesophyllzellreihen sind nur noch einzelne, weniger verquollene Zellwandreste vorhanden; das Innere der Schuppe ist erfüllt mit zahlreichen größeren und kleineren Kalkoxalatdrusen (s. Fig. 4).

Die Leitbündel sind sehr stark reduziert, das Leitbündelgewebe leuchtet gelb, und die mikrochemische Untersuchung zeigt, daß diese Membranen kutisiert sind. Die Membranen der übrigen Mesophyllzellen sind nicht durch Infiltration verändert und färben sich mit Chlorzinkjod blau.

Wir wollen jetzt kurz die anatomischen Merkmale der äußersten, an der Basis dick angeschwollenen Schuppen beschreiben und zwar der besseren Orientierung halber nach Längsschnittpräparaten.

Im untersten Teil der Schuppe ist das Gewebe 10 und mehr Zellagen dick und besteht dort, wo es in das Achsengewebe übergeht, aus ziemlich weitlumigen, parenchymatischen Zellen. Diese sind in ihren gemeinsamen Membranen verholzt und außerdem sämtlich metakutisiert. Es läßt sich eine Doppelfärbung dieser Membranen erzielen, wenn man zunächst die Suberinlamellen mit Sudan färbt und dann die Schnitte mit Phloroglucin-Salzsäure behandelt. Das Leitbündelgewebe liegt nahe der oberen Epidermis und ist wie auch bei den oben beschriebenen Schuppen kutisiert. Nach der Unterseite zu liegt über dem Leitbündel und oberhalb des eben beschriebenen basalen metakutisierten Gewebes eine 5—6 Reihen hohe Zone von Sklerenchymzellen. Die an das Leitbündel anschließenden Sklerenchymzellen sind langgestreckt, die übrigen doppelt so lang wie breit, weitlumig und reichlich mit runden Tüpfeln versehen. Unter der unterseitigen Epidermis liegen dann 1—2 Reihen von Parenchymzellen. Über der sklerenchymatischen Zone, dort, wo die basale Verdickung der Schuppe nachläßt, folgt wieder eine Zone metakutisierten Gewebes, welche das ganze Mesophyll und die Epidermen umfaßt; darüber endlich schließt sich

der dünnhäutige Spitzenteil der Schuppen an, dessen Anatomie der bei der Schuppe des 3. Paares beschriebenen analog ist und der sich vor allem auch durch die Metakutisierung beider Epidermen auszeichnet.

Bei einer Schuppe des 5. Paares sind die anatomischen Verhältnisse des oberen abgestorbenen Teiles den oben beschriebenen analog, nur erstreckt sich die abgestorbene Zone nicht mehr über die ganze Schuppe, sondern wir finden bei den inneren Schuppen einen lebenden basalen Teil. Deutlich übersieht man diese Verhältnisse z. B. auf einem Längsschnitt durch eine Schuppe des 6. Paares. Es zeigt sich am Grunde ein 8 Zellagen dickes, parenchymatisches, lebendes Gewebe mit wenig verdickten Wänden (2—2,5 μ); sämtliche Zellen, auch die der Epidermen, sind 2—3 mal so lang wie breit und mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen. In den Zellen der mittleren Mesophyllzellagen finden sich reichlich Oxalatdrusen. Auf Querschnitten durch diesen Teil der Schuppe sieht man, daß die Epidermiszellen ebenso breit wie hoch sind; die Außenwand der unterseitigen Epidermiszellen besitzt stark kutisierte Verdickungen und ist außen gewellt, während die oberseitigen Epidermiszellen wenig verdickt und außen glatt sind. Die Mesophyllzellen besitzen ein rundliches Lumen und kleine Interzellularen; die beiden peripheren Schichten schließen sich ohne Interzellularen an die Epidermen an.

Im Längsschnitt folgt oberhalb des basalen Parenchyms eine, das ganze Gewebe umfassende und 6—7 Zellen hohe metakutisierte Zone, oberhalb welcher weiter, wie bei den äußersten Schuppen, die tote Spitzenzone liegt. In dieser ist jetzt auch die an obere Epidermis angrenzende Mesophyllzellschicht der Form nach erhalten und ist wie auch die an die untere Epidermis angrenzende Zellreihe metakutisiert, vorzüglich im unteren, an die Quermetakutis angrenzenden Teile, so daß teilweise eine auf beiden Flächen der Schuppe zweischichtige Metakutis vorhanden ist.

Die Schuppen des 8. Paares bestehen schon ganz aus lebendem, parenchymatischem Gewebe. Die Epidermiszellen sind so hoch wie breit, dabei schwach vorgewölbt; die Außenwand der unterseitigen Epidermis ist 3,5 μ dick und nicht mehr kutisiert. Die gemeinsamen Membranen der Mesophyllzellen sind 2—2,5 μ dick. Die Leitbündel sind immer noch stark reduziert und führen 4—7 Tracheen.

Beim 9. Schuppenpaare wird das Gewebe noch zarter. Das Mesophyll umfaßt in der Mitte ca. 11 parenchymatische Lamellen rundlumiger, ziemlich gleichmäßiger Zellen, nur die beiden peripheren Schichten sind über und unter den Leitbündeln rund herum etwas stärker verdickt. Die Außenwand der unterseitigen Epidermis ist 2 μ dick, die Zellen beider Epidermen sind höher als breit und ihre Radialwände gerade und zart. Die Leitbündel befinden sich auf einem etwas weiter entwickeltem Stadium; im mittleren Bündel sind 9—10 Tracheen, in Strängen von 3—6 vereint oder auch einzeln vorhanden.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen.

Im ersten jungen Laubblattpaare aus der Knospe stehen die Mittelbündel auf derselben Stufe wie die des letzten, oben beschriebenen Schuppenpaares; es sind 9—12 Tracheen in genau entsprechenden Strängen angeordnet ausgebildet. Das Mesophyll ist noch relativ meristematisch und umfaßt im unteren Teile 11—12 Reihen abgerundeter Zellen mit kleinen Interzellularen und führt reichlich Kalkoxalatdrusen. Die Epidermiszellen sind höher als breit und mit geraden Radialwänden versehen.

Die anatomisch-quantitative Übereinstimmung mit dem innersten Schuppenpaare ist denkbar genau, letzteres ist also gerade auf dem Stadium, auf dem sich das 1. Laubblattpaar befindet, stehen geblieben; die äußeren Schuppen haben ihre Hemmung auf einem noch früheren Stadium ihrer Entwicklung erfahren und sich dann nach anderer Richtung hin weiter entwickelt. Während aber diese Weiterdifferenzierung bei den meisten der Schuppen gering ist — handelt es sich doch nur um teilweise Metakutisierung des Gewebes —, so ist doch die Art der Umgestaltung jedenfalls von größter physiologischer Wirksamkeit. Nur bei den alleräußersten Schuppen haben wir es infolge ihrer reichlich frühen Hemmung mit einer weitergehenderen Umwandlung zu tun, indem sich hier ein typisches Sklerenchym ausgebildet hat, welches für die mechanische Festigung der Knospe von Bedeutung ist.

Im ausgewachsenen Laubblatte ist weder in der Spreite noch im Blattgrunde Sklerenchym vorhanden. Die 3 Leitbündel sind kräftig entwickelt und bestehen im Tracheenteile aus zahlreichen ein- und mehrreihigen Tracheenplatten bis zu 10 Tracheen in einer Platte. Die Epidermiszellen sind ebenso hoch wie breit und rundherum verdickt. Die Außenwand mißt beim Blattgrunde 7—7,5 μ und ist nur teilweise kutisiert. Im Blattgrunde liegen ferner unter der Epidermis mehrere Lagen von Kollenchymzellen; das übrige Mesophyll besteht aus ziemlich dickwandigem Parenchym mit kleinen Interzellularen, das aber weder Holz- noch Suberinreaktion gibt. In der ausgewachsenen Blattspreite ist das Parenchym ebenfalls verdickt und rundlumig, mit kleinen Interzellularen peripher über und unter den Leitbündeln kollenchymatisch entwickelt. Neben dem Mittelbündel sind im ausgewachsenen Blattgrunde 32—35 Mesophyllzellreihen vorhanden; im Mesophyll finden sich vorzüglich in der Nähe der Leitbündel zahlreiche Oxalatdrusen. In der Spreite des ausgewachsenen Laubblattes sind dagegen nur durchschnittlich 6 Mesophyllzellreihen, darunter eine Palisadenreihe, vorhanden; das Mesophyll führt nur vereinzelte Oxalatkristalle. Aus dem Vergleich folgt, daß die Schuppen dem ganzen Blatte entsprechen, mit überwiegender Anteilnahme des Blattgrundes (das gilt für die äußersten Schuppen) und der Blattnervenzonen (das gilt auch noch für die innersten Schuppen).

Wichtig ist für die mechanische Festigung der Knospen und für die Schutzwirkung der Schuppen die Verholzung des Schuppengrundes bei den äußersten Schuppen und die Metakutisierung der

Epidermen und des anschließenden Mesophylls. Für die Weiterentwicklung des Laubblattes ist wieder charakteristisch die quantitative Vermehrung des Blattgrundmesophylls, ferner die starke Förderung des Leitbündelsystems und die Ausbildung eines nur wenig Zellreihen hohen, bifazial differenzierten Mesophylls.

Ähnlich wie die hier beschriebenen Spezies verhält sich *Lonicera ciliata*. Die äußeren Schuppen dieser Spezies sind ganz braun, die inneren nur an der Spitze. Alle Schuppen, vorzüglich die derberen, sind außen spärlich, innen dicht mit langen, dünnen, spitzen, nach oben gerichteten Haaren besetzt. Die jungen Laubblätter sind nur an der Spitze mit einem schwachen Haarfilz versehen.

Die untere Epidermis der Schuppen besteht aus kleinen, gleichmäßigen Zellen, welche kutisierte starke Verdickungen besitzen; die obere Epidermis ist nicht verdickt. Die äußersten Schuppen sind im Mesophyll und den Epidermen fast ganz (im oberen Teile ganz) metakutisiert; in der Mitte sind sie etwa 12—15 Zellen dick; nach innen zu werden die Schuppen dünner. Die inneren Schuppen sind besonders in den peripheren Schichten metakutisiert. Die Leitbündel sind schwach entwickelt.

Lonicera caerulea. Die Endknospen dieser Spezies sind relativ groß und mit mehreren Schuppenpaaren versehen; die Schuppen entsprechen dem ganzen Blatte; die innersten von ihnen, wie die jungen Laubblätter, sind mit kopfförmigen, gestielten Drüsenzotten versehen. (Die Drüsenzotten stehen nicht, wie Hanstein angibt, auf den Nebenblättern.)

In den Blattwinkeln stehen mehrere, gewöhnlich drei verschieden große Knospen; die innerste (größte) von ihnen wurde untersucht. Sie besitzt nur zwei große braune Schuppen. Das Mesophyll besteht aus verdicktem Parenchym. Beim Kochen in Schwefelsäure sowie in kalter Kalilauge verquellen die Folgelamellen dieser Parenchymzellen, während die gemeinsame Primärmembran sich ziemlich widerstandsfähig zeigt; man erreicht mit Chlorzinkjod Blaufärbung nach kurzer Behandlung mit Kalilauge; die Zellen geben keine Suberinreaktion; die Membranen sind schwach metadermisiert, besonders die Primärmembranen. In den Zellen der unterseitigen Epidermis und auch in den angrenzenden Mesophyllzellen findet sich brauner Füllstoff. Nur in der Umgebung der reduzierten Leitbündel finden sich zerstreut einige metakutisierte Zellen, ferner auch Zellen, die in der gemeinsamen Membran verholzt sind.

Lonicera periclymenum. An der Knospe stehen 8 Paar kreuzgegenständige Blätter; der Übergang ist ein allmählicher, wie sich an der Nervatur erkennnen läßt. Die beiden äußersten kleinen Blattpaare sind Knospenschuppen; sie besitzen stark verdickte unterseitige Epidermen und sind großenteils metakutisiert.

5. Typus. *Stuartia pseudocamellia*.

Die Knospen wurden Ende Dezember gesammelt. Ungefähr 7—8 Blätter setzen die ganze Knospe zusammen. Die Knospen

sind von länglich zugespitzter Gestalt und rotbraun gefärbt. Die einzelnen Blätter stehen gegenständig und sind um die Mittelrippe zusammengefaltet, derart, daß jedes Blatt die nächst inneren einschließt. Der dadurch erreichte Verschluß wird noch verstärkt durch die am Rande der Blätter, besonders auch an der Spitze, und an der Unterseite der Mittelrippe zur Ausbildung gelangenden nicht sehr dickwandigen, seidigen Haare. Wir haben es hier im ganzen mit einem relativ einfachen Typus in Bezug auf die Komplikation der Schutzeinrichtungen zu tun, und doch ist der Knospenabschluß derart, daß die in Japan heimische Pflanze gut unseren Winter übersteht. Nur das äußerste Blatt an der Knospe ist braun und fungiert als Knospenschuppe; es entspricht morphologisch dem ganzen Laubblatte und stimmt in Form und Leitbündelverlauf völlig mit dem jungen Laubblatte überein.

Anatomie der Schuppe. Die anatomischen Verhältnisse dieses äußersten Blattes sind leicht charakterisiert. Das ganze Gewebe ist abgestorben und erscheint fast ganz metadermisiert; die Zellwände leuchten auf Querschnitten gelblich-braun. Das Gewebe ist teilweise obliteriert. Bezüglich der mikrochemischen Struktur der gelben Membranen sei erwähnt, daß sie in Schwefelsäure nicht zerstört werden. Eau de Javelle und Chromsäure bringt die gelbe Farbe zum Schwinden. Wenn die Schnitte längere Zeit in einem Uhrschälchen mit Alkohol gestanden haben, so erscheinen die anfangs hellgelb-braunen Membranen dunkler bis olivengrün (dasselbe gilt auch für die metadermisierten Zellen der Schuppen von *Prunus padus*, s. S. 285 ff.). In Chloralhydrat quellen die Membranen nur gering. Eisenvitriol färbt sie dunkel-olivengrün. Kalilauge verändert nach 24stündigem Einwirken kaum, die gelbe Färbung wird nur wenig heller.

Die Verdickung der oberseitigen Epidermis beträgt an der tangentialen Außenwand 2,5 μ. Der oberseitigen Epidermis der Schuppen anliegend befindet sich eine fast ununterbrochene Reihe von dickwandigen Sklerenchymzellen, die mit zahlreichen Tüpfelkanälen versehen sind; die Sklerenchymzellen sind nicht sehr stark verholzt; außerdem kommen im Mesophyll, vorzüglich über den Leitbündeln, vereinzelte, weniger stark verdickte Sklerenchymzellen mit weitem, rundem Lumen vor. Die unterseitigen Epidermiszellen der Schuppe sind doppelt so hoch wie breit, die Radialwände zart und wellig; die äußere Tangentialwand der unterseitigen Epidermiszellen ist durchschnittlich 4,5 μ dick. Die Schuppe hat im Durchschnitt ein 5—6 Zellen hohes, wenig verdicktes Mesophyll; das Mittelbündel führt etwa 15 Tracheen, die in Strängen von durchschnittlich 3 Tracheen angeordnet sind.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit der Schuppe. Im 2. Blatte, also im ersten eigentlichen Laubblatte der Knospe, findet sich, der oberseitigen Epidermis benachbart, nur noch sehr wenig Sklerenchym. Das Mesophyll der jungen Laubblätter in der Knospe ist noch nicht in Schwamm- und Palisadengewebe geschieden, dagegen ist die Differenzierung der Leitbündel der Schuppe gegenüber weiter fortgeschritten, wobei jedoch An-

ordnung und Größe der Tracheen dieselben geblieben sind. In den einzelnen Strängen stehen 6—7 Tracheen. Die epidermalen Verdickungen sind beim ersten jungen Laubblatte geringer als bei der Schuppe.

Das ausgewachsene Laubblatt ist bifacial gebaut. Die Zellen beider Epidermen sind gleichartig gestaltet, erscheinen im Querschnitte breiter als hoch und besitzen ein elliptisches Lumen. Die außenseitige Verdickung beträgt bei der oberseitigen Epidermis 2,4 μ, bei der unterseitigen 1,5 μ. In der Regel folgt unter der oberseitigen Epidermis eine Reihe langgestreckter Palisadenzellen. Im ganzen sind in der Blattlamina 10 Mesophyllzellreihen ausgebildet. Über und unter dem Mittelbündel ist peripher kollenchymatischverdicktes, rundlumiges Parenchym enwickelt. Im Mesophyll der Laubblätter finden sich, wie auch bei der Schuppe, vereinzelte große Kalkoxalatdrusen. Während in den jungen Laubblättern, wie in der Schuppe, zwischen den kleinen Tracheensträngen breite Parenchymzonen verlaufen, sind die Tracheen im Mittelbündel des ausgewachsenen Laubblattes in großen, kaum von Parenchym unterbrochenen Platten mit bis zu 10 Tracheen in einer Platte entwickelt. Im Mesophyll des ausgewachsenen Blattes, welches aus dem Inneren der Knospe stammt, finden sich Holzelemente nur noch in Form von mehreren Zellen hohen Zonen aus Sklerenchymfasern, bezw. verholzten Parenchymzellen über und unter den Leitbündeln.

Nur die erste Blattanlage des jungen Sprosses ist in der Regel zu einer Knospenschuppe geworden, und diese stimmt in quantitativer Beziehung überein mit dem ersten jungen Laubblatte zu Beginn des Winters. In qualitativer Beziehung erfährt die Schuppe charakteristische Umgestaltungen, welche in der Ausbildung einer mechanischen Versteifung und in einer weitgehenden Metadermisierung des Schuppenparenchyms bestehen.

Die Knospenschuppe fällt frühzeitig ab und ist im Januar an den Knospen häufig schon nicht mehr vorhanden. Die Abtrennung erfolgt bei den Schuppen (wie auch bei den inneren Blättern) in einer bestimmten, basalen, 1—2 Zellen hohen, parenchymatischen Gewebezone, welche die meist vollständig sklerenchymatische Basis der Schuppe von dem Sklerenchym und dem weitlumigen Parenchym der Achse trennt. Unterhalb des Trennungsgewebes beginnt das Parenchym in einer 5—7 Zellen hohen Schicht von den Seiten her zu metakutisieren. Beim 2. und 3. Blatt der Knospe ist die Metakutis schon im Januar fertig. Diese Metakutis bildet nach dem Blattfall lange den einzigsten Narbenschutz; bei den 2jährigen Blattnarben beginnt unterhalb der Metakutis noch eine Peridermbildung.

Stuartia pentagyna besitzt ebenfalls nur eine, dem ganzen Blatte entsprechende Knospenschuppe, welche aber nicht metadermisiert und nicht so reichlich wie diejenige obiger Species mit Sklerenchymzellen ausgestattet ist; dagegen sind alle Blätter der Knospe von *St. pentagyna* durch dichte Bekleidung mit langen, spitzen, dickwandigen Haaren ausgezeichnet.

Dem Typus *St. pseudocamellia* schließen sich noch an: die unterirdischen Knospen von *Hypericum calycinum, Euphorbia Esule* (wenigstens deren äußere Schuppen) und *Scrophularia nodosa.* Bei letzterer Species sind es vorzüglich die peripheren, ohne Interzellularen aneinander grenzenden Mesophyllzellen der Unterseite, welche häufig mehrfache Teilungen eingehen und metadermisieren.

B. **Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes.**

6. Typus. *Fraxinus excelsior.*

Es wurden Endknospen genauer untersucht; die Schuppen der Seitenknospen sind ganz analog gebaut. Die Knospenschuppen, die an der Spitze mehr oder weniger deutlich die verkümmerte Blattlamina erkennen lassen, sind echte Blattgrundschuppen. Nur in seltenen Fällen wird die Lamina bei den äußeren Schuppen abgestoßen. Für die äußersten Schuppen — aber auch nur für diese — gilt im allgemeinen das, was Goebel (1880) p. 772 sagt, daß sie dem Blattgrunde des Laubblattes gegenüber in Form, Größe etc. fast garnicht verändert sind und sich von ihm nur durch schwächere Ausbildung der Leitbündel unterscheiden. Für die inneren, scheidenartig ausgebildeten Schuppen gilt dies letztere aber nicht mehr, denn der Leitbündelverlauf ist bei ihnen relativ komplizierter. Zum Sichtbarmachen des Bündelverlaufes ist Alkoholmaterial nicht zu empfehlen, da infolge der Dicke der Schuppen das Aufhellen mit Eau de Javelle und Kochen mit Chloralhydrat zu lange dauert; vielmehr kann man den Bündelverlauf gut an lebenden Schuppen am besten nach Abzupfen der oberseitigen Epidermis und der anschließenden Mesophyllzellschichten erkennen. Bei den scheidig ausgebildeten Schuppen zieht, wie auch im Blattgrunde des Laubblattes, eine große Bündelrinne gerade durch die Mitte der Schuppe; aber gleich beim Eintritte in die Schuppenbasis geht von diesen Hauptnerven nach jeder Seite eine horizontale Verzweigung ab, die sich ihrerseits wieder in zahlreiche untereinander und zu den Mittelnerven parallele Bündel aufspaltet. Der Bündelverlauf bekommt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Bündelverlauf von Schuppen der Gruppe Blattgrund-Nebenblatt; interessant ist jedenfalls, daß hier bei gleichen Ansprüchen, wie sie durch das Flächenhaftwerden des Blattgrundes gestellt sind, durch Ausbilden eines entsprechenden Bündelnetzes, der gleiche Erfolg wie dort, nur mit etwas anderen Mitteln erreicht wird; diese Ausbildung wird hier ziemlich leicht ermöglicht durch den in den Schuppen sehr lockeren Zusammenhalt der Einzelbündel in der mittleren Bündelrinne. Durch den Blattgrund des Laubblattes zieht nur eine große, im Querschnitte C-förmige Bündelrinne, die keine Verzweigungen bildet.

In der Regel sind 4—5 Paar kreuzgegenständige Knospenschuppen ausgebildet; die äußersten sind 6—7 mm lang und 5—6 mm breit, nach innen zu werden die Schuppen kleiner; die direkt mit der Atmosphäre in Berührung stehenden Teile sind schwarz-

braun gefärbt, die Färbung rührt her von dicht gedrängt stehenden, lufterfüllten Schildhaaren; wir kommen auf diese Haare unten noch einmal zurück. Schon die äußersten Schuppen zeigen außerdem zahlreiche lange, vielzellige Haare und zwar auf der Oberseite, vorzüglich an der Spitze und am Rande; in großer Menge treten diese Haare auf bei den inneren Schuppen, sowie auch bei den jungen Laubblättern — und zwar fast ausschließlich auf der Unterseite und an der Spitze — und bilden dort dichte, wollige Polster, welche das ganze Innere der Knospe ausfüllen. In der Knospe finden sich durchschnittlich 4 Paar junge Laubblätter; der Übergang von den Schuppen zu den Laubblättern ist ein ziemlich allmählicher, da die jungen Laubblätter einen stark entwickelten Blattgrund besitzen.

Anatomie der Schuppen. Eine Schuppe des 2. Paares wird im Maximum 20 und mehr Mesophyllzellreihen stark. Das Mesophyll ist kollenchymatisch verdicktes Parenchym mit kleinen Interzellularen. Die gemeinsamen Membranen sind 4—5 μ dick, die Lumina gleichmäßig; das unterhalb der Bündelrinne gelegene Parenchym ist besonders weitlumig; die den Epidermen benachbarten Mesophyllschichten sind stärker bastkollenchymatisch verdickt und ohne Interzellularen.[1]) Genau dieselben Verhältnisse finden sich bei den äußersten Schuppen, nur sind diese oft noch beträchtlich dicker. Das ganze Grundgewebe färbt sich mit Chlorzinkjod grau-blau, nur die Mittellamellen bleiben hell. Die oberseitigen Epidermiszellen sind so hoch wie breit und in ihren Membranen unverdickt; die hintere Tangentialwand schließt sich ohne Interzellularen an das Mesophyll an; die Zellen sind nach außen ein wenig vorgewölbt. Die unterseitigen Epidermiszellen sind den oberseitigen analog gebaut und wie diese nur von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die auf der unteren Epidermis stehenden Schildhaare sind meist ganz in allen Membranen kutisiert und färben sich nach Behandlung mit Eau de Javelle deutlich mit Sudan. Nach Kochen mit Kalilauge färbt sich der Rückstand mit Chlorzinkjod blau. Durch die dichte Stellung und das teilweise Übereinandergreifen der Schildhaare wird hier durch Infiltration mit kutisierenden Substanzen gleichsam ein, durch die in der physiologischen Leistung ähnlich wirkende Haardecke, Ersatz eines Periderms geschaffen.

Die Bündelrinne ist in den Schuppen schon im mittleren Teile ziemlich stark geschlossen, in ähnlicher Weise wie dies im Blattstiel des Laubblattes stattfindet. Die einzelnen Bündel sind durch starke Parenchymplatten getrennt und stehen daher in der Rinne recht locker. Die Tracheen stehen in mehr oder weniger unregelmäßigen Platten, die im allgemeinen weniger als je 6 Tracheen führen; die Bündel höherer Ordnung enthalten einen einzigen

---

[1]) Schaar (1890) vergleicht die Membranverdickungen mit der Auflagerung von Reservestofflamellen im Endosperm mancher Samen und spricht den Knospenschuppen von *Fraxinus* eine Rolle als Reservestoffbehälter zu.

größeren Tracheenstrang. Es findet sich außer bei den Tracheen keinerlei Verholzung im Schuppengewebe.

Auf Längsschnitten erscheinen die Lumina der Mesophyllzellen, vorzüglich der mittleren Schichten, mehr oder weniger quadratisch und sind nicht gestreckt. Die Zellen der verkümmerten Lamina sind fast durchweg metakutisert, wie die Sudanfärbung und die Chromsäure-Reaktion zeigen.

Vergleich zwischen Schuppen und Laubblatt. Eine Schuppe des innersten Paares stimmt durchaus mit dem Blattgrunde des ersten jungen Laubblattes überein. In beiden Fällen sind neben der Bündelrinne zirka 16 Mesophyllzellreihen ausgebildet; die Mesophyllzellen sind auch beim jungen Blatte schon kollenchymatisch verdickt, wenn auch in weniger starkem Maße wie bei der Schuppe. Während die Lumenweite der Mesophyllzellen bei der Schuppe 20 μ beträgt, beträgt sie beim jungen Blattgrunde, dessen Zellen noch im ganzen kleiner sind, nur durchschnittlich 12 μ. In den Zellen der Schuppe wie des Laubblattes findet sich außer den zahlreichen Kristallkörnchen je ein prismatischer Oxalat-Einzelkristall. Bei den innersten Schuppen stehen die Tracheen der Bündelrinne in den einzelnen Bündeln zu Platten angeordnet, die durch breite Parenchymzonen getrennt sind, und zwar finden sich auf einem Querschnitte durch die Mitte der Schuppe durchschnittlich 20 Tracheenplatten; genau dasselbe gilt für den Blattgrund eines jungen äußeren Laubblattes zu der Zeit, es stimmen sogar die Zahl der die einzelnen Platten bildenden Tracheen, die in der Regel 6 nicht überschreitet, ferner die Größe der Tracheen auf dem Querschnitte überein. Alles dies zeigt uns deutlich, daß die Schuppen auf dem für die Entwicklung der Laubblätter charakteristischen Primärstadium stehen geblieben sind. Unterschiedlich in Bezug auf die Leitbündel ist nur die beim Laubblatte umfangreicher angelegte Siebteilzone. Bei der innersten Schuppe, sowie bei dem äußersten Blatte sind ferner die Epidermen übereinstimmend gebaut; die Zellen der unterseitigen Epidermis sind höher als breit, die der oberseitigen Epidermis ebenso hoch wie breit.

Auch bei dem nächsten, nach innen zu folgenden jungen Laubblatte steht die Differenzierung des Blattgrundgewebes bereits auf derselben quantitativen Stufe wie bei dem äußersten Laubblatte, nur ist das Parenchym hier noch fast ganz unverdickt und noch kleinlumiger.

Die für die Schuppen charakteristischen Abweichungen von der Laubblattanlage sind also hauptsächlich quantitativer Art und bestehen, abgesehen von dem unterschiedlichen Leitbündelverlauf in einer reicheren Ausbildung der Behaarung und in einer durchweg stärkeren Verdickung der Mesophyllzellmembranen. Alle Schuppen enthalten reichliche Mengen von Stärke.

Bei dem ausgewachsenen Blattgrunde sind die Epidermiszellen vor allem die der Unterseite stark an der äußeren Tangentialwand verdickt und die Verdickungen kutisiert. In der Bündelrinne sind die Tracheenplatten in ihrer Zahl stark vermehrt — es

sind etwa 35 Platten zur Ausbildung gelangt — und die einzelnen Platten besitzen bis zu 10 Tracheen. Die Parenchymplatten dazwischen sind nur schmal und werden nach der Blattstielzone zu immer schmaler. Im Blattstiele schließen sich die Leitbündel zu einem Bündelrohr zusammen, das von starkem Sklerenchym umschlossen wird. Im ausgewachsenen Blattgrunde ist das Mesophyll in 55—60 Zellagen ausgebildet; dieses Mesophyll besteht großenteils aus weitlumigem, wenig verdicktem Parenchym mit kleinen dreieckigen Interzellularen.

Die innerste Schuppe stimmt, wie wir oben sahen, mit dem ersten Laubblatte im Dezember überein in der Ausbildung eines 16 Reihen starken Parenchyms; bei den äußeren Schuppen ist eine Vermehrung des Mesophylls bis zu 20 und 25 Reihen erfolgt, vereint mit starker Membranverdickung. Der Entwicklungsgang von der entsprechenden Blattanlage zum fertigen Laubblatte ist bezüglich des Blattgrundes im Vergleich zu dem Entwicklungsgange der Schuppe insofern ein anderer, als das Gewebe eine bedeutend stärkere quantitative Vermehrung erfährt und andererseits die mechanische Membranverstärkung weniger umfangreich ist als bei der Schuppe.

Von den untersuchten Pflanzen reihen sich dem Typus *Fraxinus* an: die Knospen von *Cytisus biflorus,* ferner die unterirdischen Knospen von: *Adonis vernalis, Petasites alba, Hieracium boreale* und *Stachys alpina.* Ähnlich verhalten sich außerdem noch eine Anzahl von Knospen, deren Schuppen noch durch den Besitz von Drüsenzotten ausgezeichnet sind, und zwar sind dies die Knospen von *Acer pseudoplatanus, Sambucus racemosa, Juglans regia, Rubus hirtus, Ribes sanguineum.* Bei letzterer Species stehen die Drüsenzotten vorzüglich am Rande der Schuppen und Laubblätter, sind groß und zuweilen verzweigt. In den äußeren Schuppen von *Juglans* kommt brauner Füllstoff vor. Bei *Juglans* wurde noch der Abfall der Knospenschuppen etwas näher untersucht. Es zeigte sich, daß die Abtrennung in einer ungleichmäßigen Linie der Basis durch Einreißen des Gewebes erfolgt. Der kurze, noch stehen bleibende Saum der Schuppe metakutisiert größtenteils und ist gegen das Achsengewebe noch durch eine 4—5 Reihen hohe Zone in den ganzen Membranen stark kutisierter Zellen abgegrenzt. Auf allen Schuppen der Knospen von *Ribes* und *Sambucus* stehen Spaltöffnungen. In den Schuppen von *Sambucus* fand ich keine Gerbstoffschläuche, dagegen sind sie wohl im Blattgrunde und Blattstiele des Laubblattes anzutreffen. *Acer pseudoplatanus* ist noch etwas ausführlicher im folgenden behandelt.

Acer pseudoplatanus. Die Axillarknospen stehen gegenständig. Bei kräftiger entwickelten Endknospen läßt sich im Sommer besonders bei den äußeren Schuppen die verkümmerte Lamina gut als grau-schwarz erscheinende Fortsetzung des breitdreieckigen Grundes erkennen. Die Schuppe besteht aus einem unteren grünen Teile und einer bräunlichen Spitze, die die Lamina trägt; letztere fällt bei der weiteren Ausbildung der Knospen ab. Die Schuppen sind an der Oberseite zur oberen Hälfte und am Rande mit ein-

zelligen Haaren besetzt. Die äußeren Schuppen sind relativ dick, dreieckig, lederig, die inneren zarter, linealig; der Übergang zu den Laubblättern ist ein plötzlicher.

Anatomie der Schuppen. Wie schon erwähnt, steht an allen Schuppen am Rande (besonders bei den äußersten) und auf dem oberen Teile der Oberseite ein dichter Filz von langen, einzelligen Haaren (auch auf der reduzierten Lamina). Diese Haare erheben sich, wie man auf Längsschnitten erkennt, kaum über die Epidermis und biegen gleich, der Oberfläche dicht anliegend, rechtwinklig nach unten um. Dazwischen zerstreut stehen am basalen Teile der Schuppen keulenförmige Drüsenzotten. Die Drüsenzotten sind bei den äußersten Schuppen ziemlich zahlreich und kräftig, bei den mittleren Schuppen spärlicher vorhanden. Es kommen verschieden ausgebildete Zotten vor, solche, deren Stiel nur aus einer Zellreihe und solche, deren Stiel aus mehreren Zellreihen besteht. Bei den innersten Schuppen sind keine Drüsenzotten mehr vorhanden; hier treten jetzt auch auf der Unterseite zahlreiche einzellige, lange Haare auf, die ein wolliges Polster bilden.

Auch bei dieser Spezies (vergl. *Fraxinus*) metakutisiert die reduzierte Blattlamina an der Spitze der äußersten Schuppen. Zwischen dieser metakutisierten Spitze und dem übrigen Schuppengewebe ist ein Trennungsperiderm ausgebildet, das sich an der Oberseite der Schuppe relativ weit (zu $^2/_3$ der Schuppenlänge) hinunterzieht; außerdem greift das Periderm der Achse zuweilen etwas auf die Unterseite der Schuppe über, so daß das Periderm, wie es bei den äußersten Schuppen, aber auch nur bei diesen, ausgebildet wird, noch eine an dem Schutze der Knospe mitwirkende Rolle spielt.

Es treten in die Schuppen 5 Leitbündel ein, die sich sehr bald verzweigen und blindendigende Äste an den Rand senden, während die mittleren Nerven nach der Spitze zu konvergieren.

Die Zellen der unterseitigen Epidermis der äußeren Schuppen sind nach außen schwach vorgewölbt und vorzüglich auf der Unterseite ziemlich stark verdickt, die Verdickungen kutisiert. Über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula, die schwach gewellt ist. Die Epidermiszellen der Oberseite sind nicht so stark verdickt, vorgewölbt, und ihre Verdickungen ebenfalls kutisiert. Spaltöffnungen sind auf sämtlichen Schuppen nicht vorhanden.

Unter den Epidermen folgt beiderseits Kollenchym, und zwar an der Unterseite eine etwa doppelt so breite Zone (4—7 Zellreihen) als an der Oberseite (2—3 Zellreihen). Die Kollenchymzellen sind allseitig ziemlich gleichmäßig verdickt. Das Parenchym, das die Mitte der Schuppe einnimmt, ist relativ weitlumig; es weist nur sehr kleine Interzellularen auf und führt zahlreiche Kalkoxalatkristalle. Die kollateralen Leitbündel sind nur schwach entwickelt.

Bei den innersten Schuppen ist die Verdickung der Epidermen geringer. Das Kollenchym ist weitlumiger, umfaßt nur noch wenige Zellreihen, und die Zellen sind nicht mehr rund herum verdickt (Eckenkollenchym). Das Parenchym ist kleinlumiger. In der

2.—3. Zellreihe unter der Epidermis liegen in fast ununterbrochener Folge Zellen, die je einen großen Kalkoxalatkristall führen.

Vergleich zwischen Schuppen und Blattgrund. In den Blattgrund treten 5 Leitbündel ein, die sich wie die Schuppen sehr bald weiter aufspalten. Die unterseitige Epidermis besteht aus ziemlich kleinen Zellen, die breiter als hoch sind und deren Außenwände sehr stark verdickt und kutisiert sind. Die oberseitige Epidermis ist (wenigstens im mittleren Teile des Querschnittes) schwächer verdickt, ihre Radialwände sind keilförmig und die äußeren Tangentialwände vorgewölbt. Möglichst tief am Blattgrunde stehen auf der oberen Fläche zahlreiche einzellige Haare und keulenförmige Drüsenzotten; letztere sterben aber schon im Sommer infolge einer unter der Epidermis eintretenden Peridermbildung ab. Das Parenchym des Blattgrundes besitzt nur sehr kleine Interzellularen, seine Zellen sind weitlumig und führen reichlich Kalkoxalat; nach den Rändern des Blattgrundes zu wird die Parenchymzone schmaler (genau wie bei den Schuppen), so daß schließlich das ober- und unterseitige Kollenchym zusammenstoßen. Das Kollenchym unter der unterseitigen Epidermis umfaßt ca. 10, das unter der oberseitigen Epidermis ca. 5 Zellreihen. Die Leitbündel sind hier gut ausgebildet, die Tracheen stehen in Platten, über dem Siebteil liegt kleinlumiges Kollenchym, darüber eine Stärkescheide. Bei den innersten Schuppen wie beim ersten jungen Laubblatte aus der Knospe sind gleich viel, durchschnittlich 13 Mesophyllzellreihen entwickelt. Beim jungen Laubblatt beginnt auf dem im Winter erreichten Entwicklungsstadium gerade die Differenzierung des Leitbündelgewebes. Wie bei den äußeren Schuppen noch eine Vermehrung des Mesophylls erfolgt, so auch in noch stärkerem Maße beim Heranwachsen des Laubblattgrundes. Der fertige Blattgrund erreicht 10 Zellen Dicke. In qualitativer Beziehung stimmen Schuppen und Blattgrund völlig überein; die Schuppen weisen keine ihnen allein zukommende charakteristische Eigenschaft auf (abgesehen von dem zuweilen bei den äußersten Schuppen in stärkerem Maße zur Ausbildung gelangenden Periderm).

7. Typus. *Aesculus flava.*

Die Knospen wurden Ende November gesammelt. Die großen Knospen stehen wie die Laubblätter gegenständig. Es gelangen aber nicht immer beide zu demselben Wirtel gehörigen Knospen zur Entwicklung. An der Knospe sitzen in der Regel 8 Paar kreuzgegenständige Schuppen und 2 Paar junge Laubblattanlagen. Die Knospenschuppen sind typische Blattgrundschuppen; die äußersten sind braun mit trockenem Rande und breit dreieckig; an der Spitze ist die mehr oder weniger große verkümmerte Spreite sichtbar. Die Schuppen werden nach innen zu zunächst größer und dann wieder kleiner; die mittleren sind grün mit brauner Spitze, von zarter Konsistenz und aufgerollt, bei den innersten Schuppen zeigt die aufsitzende Lamina eine deutliche Gliederung. Der Übergang zu den jungen Laubblättern ist ein plötzlicher.

Bei *Aesculus flava* erkennt man auch aus der Betrachtung der ausgewachsenen Sprosse oft sehr deutlich den morphologischen Charakter der Schuppen, da häufig das äußerste Schuppenpaar vor dem Abschluß der Knospe oder auch das innerste Paar nach dem Aufbruche der Knospe sich laubblattartig weiterentwickelt. Diese Entwicklungen führen dann allerdings nicht zur normalen Laubblattform, sondern bilden Übergangsstufen, die oft im Ganzen mehr oder weniger kümmerlich, dreiteilig und ohne Stiel bleiben.

Die Schuppen sind nur am Rande und zwar spärlich, die kleine Lamina der innersten Schuppen, und vor allem die jungen Laubblätter, reichlich mit einzellreihigen Haaren besetzt. Spaltöffnungen fehlen auf allen Schuppen wie auch auf dem Laubblattgrunde.

Anatomie der Schuppen. 2. Schuppenpaar. Wie der Querschnitt zeigt, sind die Schuppen beiderseits mit einem Periderm versehen; die unterseitige Epidermis wird regelmäßig abgestoßen, während die oberseitige Epidermis erhalten bleibt. Die Zellen der letzteren sind ebenso hoch wie breit, die hintere Tangentialwand und die Radialwände sind verdickt und diese Verdickungen deutlich lamelliert, mit Tüpfelkanälen versehen und verhalten sich wie metadermisierte Membranen; sie färben sich mit Chlorzinkjod erst blau nach Behandlung mit Eau de Javelle und geben weder Holz- noch Suberinreaktion. Über die oberseitige Epidermis verläuft eine dünne Kutikula. Unter der oberen Epidermis liegt ein 5 Zellen hohes Periderm, während das Periderm der Unterseite 7—9 Zellen stark ist. Die Korkzellen sind von regelmäßiger, rechteckiger Gestalt, doppelt so breit wie hoch.

Das Mesophyll dieser Schuppen ist (ohne die Korkzellen) im Maximum 15 Zellen hoch und besitzt 2,5—4 mm dicke, gelbleuchtende Membranen. Die Lumina der Zellen sind von unregelmäßiger Gestalt, die Interzellularen ziemlich klein. Die Membranen färben sich mit Phloroglucin-Salzsäure braunrot, enthalten also jedenfalls Lignin, sie sind aber außerdem stark kutisiert, wie die Färbung mit Sudan nach Eau de Javelle-Behandlung und das Ausbleiben der Färbung nach Kalilauge-Behandlung zeigen. Infolge der Kutisierung — und vielleicht auch infolge von Metadermisierung, für die wir allerdings in diesem Falle keine differentes Reagenz haben — ist das Gewebe widerstandsfähig gegen konzentrierte Schwefelsäure.

Die Leitbündel besitzen nur 3—4 Tracheen und zahlreiche, große Siebröhren (s. Fig. 5 a). Sämtliche Zellen des Leitbündelgewebes, vorzüglich auch die Siebröhren, besitzen stark kutisierte Membranen. Nach der Unterseite zu sind die Leitbündel von einer starken, 2—3 Zellen breiten Sklerenchymrinne begrenzt. Sämtliche Zellen der oberseitigen Epidermis, ferner der größte Teil der Mesophyllzellen sowie die Kork- und Sklerenchymzellen sind ganz ausgefüllt mit einem Inhaltsstoffe, der sich in Methylenblau sofort intensiv blau färbt. Es handelt sich hier aber keineswegs um Schleim, vielmehr, wie schon im allgemeinen anatomischen Kapitel erwähnt (s. S. 230), um einen dem braunen Füllstoffe ähnlichen Stoff,

der auch die dort erwähnten Eigenschaften des braunen Füllstoffes besitzt. Es sei noch erwähnt, daß Salpetersäure zwar zunächst den Stoff gelbbraun färbt, die Farbe verblaßt aber beim Erhitzen, auch zeigt Millons Reagenz und die Biuret-Reaktion, daß es sich nicht um einen Eiweißstoff handelt. Im Juli ist der Füllstoff in den Schuppen noch nicht nachweisbar.

Im Frühjahr sind die Zellumina nicht mehr vollständig mit dem Füllstoff angefüllt, die Zellen weisen vielmehr nur noch im Lumen unregelmäßig verteilt liegende, meist der Membran anhaftende Reste davon auf; dieses Einschrumpfen ist wohl auf Wasserverlust zurückzuführen, denn man kann dieselbe Erscheinung erreichen, wenn man Schnitte von im Herbst gesammeltem Material vorsichtig trocken erhitzt.

Im Mesophyll finden sich große Kalkoxalatkristalle. Der ganze trockenhäutige Teil der Schuppen ist abgestorben. Auf Längsschnitten erkennt man, daß das Schuppengewebe gegen das lebende Gewebe der Achse durch ein Querperiderm abgetrennt ist; die Längsschnitte zeigen weiter, daß viele der Mesophyllzellen, besonders im unteren Teile der Schuppe, gekammert und die dem Querperiderm benachbarten zuweilen metakutisiert sind. Die oberseitigen Epidermiszellen erscheinen auf Längsschnitten länger als hoch, die Korkzellen ebenso geformt wie auf Querschnitten. Die Periderme der Ober- und Unterseite sind im unteren Teile der Schuppe am stärksten und laufen nach der Spitze zu allmählich sich verjüngend aus.

Um die Entwicklungsgeschichte der verschiedenartigen Veränderungen im Gewebe der Schuppen zu verfolgen, wurden jüngere Knospen untersucht. Es zeigte sich, daß im Mai bei den äußersten Schuppen gerade die Bildung der Periderme begann; Mitte Juli waren die Periderme schon vollständig ausgebildet und auch die obere Epidermis bereits im Winterstadium mit metadermisierten Verdickungen; das Gewebe des Randes und der Spitze war kutisiert und abgestorben, wie schon die braune Farbe und trockene Konsistenz äußerlich erkennen ließ. Ein Querperiderm war noch nicht vorhanden. Das ganze übrige Mesophyll war noch lebend, führte teilweise, wenn auch in geringen Mengen, Chlorophyll und war noch keineswegs gegen Schwefelsäure widerstandsfähig. Es folgt aus den Beobachtungen an verschiedenen Schuppen, daß das Kutisieren und Absterben des Schuppengewebes an der Spitze und am Rande beginnt, dann von oben nach unten zu fortschreitet, so daß, wenn wir in der Jahreszeit weitergehen, der lebendige Basalteil der Schuppe immer schmaler wird, oder daß, wenn wir an derselben Knospe im Winter die Schuppen von außen nach innen verfolgen, wir bei den weiter nach innen zu liegenden einen immer breiteren lebenden Basalteil finden. Das Querperiderm wird erst zu allerletzt angelegt und ist z. B. an einer Schuppe des 6. Paares, die zu $^3/_4$ abgestorben ist (Ende November), noch gar nicht angelegt.

4. Schuppenpaar. Das mikrochemische Verhalten der Membranen ist noch genau dasselbe wie beim 2. Schuppenpaare. Das

Periderm ist an der Unterseite 5, an der Oberseite 3 Zellreihen hoch. Das Mesophyll umfaßt 7—9 Zellreihen; die Membranen sind zuweilen 4—5 μ dick. Die Sklerenchymscheide greift jetzt fast regelmäßig um die zahlreichen Leitbündel, eine geschlossene Röhre bildend, herum. In den größeren Bündeln finden sich 7—9 Tracheen in Strängen zu 2—3 Tracheen angeordnet. Der Siebteil ist wie bei dem 2. Paare ausgebildet. Füllstoff ist in reichem Maße vorhanden.

6. Schuppenpaar. An der Oberseite ist das Periderm ganz verschwunden, an der Unterseite ist es noch in der oberen Hälfte der Schuppe bis zu 3 Zellen hoch ausgebildet; es ist auf dem Querschnitt in der Mitte am stärksten und erstreckt sich nicht mehr ganz bis an die Ränder der Schuppe. Über dem Periderm bleibt die unterseitige Epidermis erhalten, ihre Zellen sind etwas breiter als hoch, mit elliptischem Lumen, und sind rundherum verdickt. Auch die Mesophyllzellen sind rundherum verdickt, und zwar die nach der Unterseite zu gelegenen Schichten stärker als die übrigen. Die Lumina der Mesophyllzellen sind annähernd von gleicher Form und Größe, das ganze Gewebe ist etwas regelmäßig in Reihen bis zu 7 übereinander angeordnet und führt vereinzelt große Oxalatkristalle. Das Sklerenchym nimmt nach dem unteren Teile der Schuppe hin ab.

8. Schuppenpaar. Das Gewebe dieser innersten Schuppen besteht im November, abgesehen vom Spitzenteil, aus lebenden Zellen, die reich mit Plasma angefüllt sind. Für den Vergleich mit dem Blattgrunde des Laubblattes wurden die Schnitte aus dem unteren Teile dieser Schuppen, wo das Gewebe aus mehr Zellagen besteht, herangezogen. Das ganze Gewebe besteht aus rundlumigen, nur noch wenig verdickten Zellen, zwischen denen, besonders in den peripheren Lagen, nur kleine Interzellularen vorhanden sind. In der Mitte der Schuppe sind die Zellen am größten. Die oberseitigen Epidermiszellen sind etwas breiter als hoch. Die Zellen beider Epidermen sind rundherum gleichmäßig verdickt und haben gerade Radialwände. Die Tüpfel in allen Zellen sind rund bis spaltenförmig. Sklerenchym ist nicht mehr vorhanden. Das Mesophyll ist bis 17 Zellagen hoch. In den Leitbündeln sind nur 3—5 Tracheen, zu Strängen von 1—2 Tracheen vereint, vorhanden. Das ganze Gewebe ist nicht mehr widerstandsfähig gegen Schwefelsäure.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Die in der Blattspur vorhandenen 3 Leitbündel teilen sich sehr früh, so daß die Zahl der auf der Narbe der Laubblätter sichtbaren Leitbündel schon nicht konstant ist. Genau ebenso sehen wir die in die Schuppen eintretenden 3 Bündel gleich sich weiter aufteilen und in unbestimmter Zahl ungefähr parallel das Gewebe durchlaufen. Bei den inneren Schuppen ist die Verzweigung der Leitbündel außerordentlich weitgehend, die Schuppen werden von einer großen Zahl am Rande der Schuppen blind endigender und untereinander anastomosierender Leitbündel durchzogen (vergl. auch Schumann, 1889. p. 21).

Anatomisch stimmen die Leitbündel aus dem Blattgrunde des ersten jungen Laubblattes mit denen der Schuppe sowohl in Anordnung als Größe der Elemente vollständig überein. Allerdings zeigt sich beim 1. Laubblatte eine den Schuppen gegenüber etwas weiter fortgeschrittene Differenzierung des Gewebes. In der 8. Schuppe sind die Siebröhren gegenüber denen der äußersten Schuppen im Lumen auf die Hälfte zurückgegangen, von derselben Größe sind sie im jungen Blattgrunde; die Tracheen des jungen Blattgrundes stehen zu 3—5 in Strängen vereint.

Das Gewebe des jungen Blattgrundes ist im ganzen noch recht meristematisch; es umfaßt schon 20 und mehr Zellagen (erst bei dem nächstinneren Laubblatt der Knospe ist die quantitative Übereinstimmung mit der 8. Schuppe vorhanden). Die Zellen der oberen Epidermis sind wenig höher als breit, die der unteren Epidermis ebenso hoch oder weniger hoch als breit. Die Interzellularen im Mesophyll sind klein, peripher finden sich Zwickel; Oxalatkristalle finden sich ebenfalls. Hier wie auch im ausgewachsenen Blattgrunde ist kein Sklerenchym ausgebildet.

Die in der Blattspur vorhandenen 3 Leitbündel lösen sich im Blattgrunde je in mehrere Teilbündel auf, jedoch erfolgt die Verzweigung in bedeutend geringerem Maße, als dies, wie oben erwähnt, bei den breiten inneren Schuppen der Fall ist. Die einzelnen Teilbündel vereinigen sich auf der Übergangszone vom Blattgrund zum Blattstiel zu einem Rohrbündel. Die einzelnen Leitbündel des ausgewachsenen Blattgrundes besitzen Tracheenplatten, welche bis zu 10 Tracheen führen; Siebröhren sind ebenfalls zahlreich ausgebildet, aber englumiger als die der äußeren Schuppen (s. Fig. 5 b). Die Epidermiszellen sind auch hier an der Unterseite etwas flacher als an der Oberseite, hauptsächlich die Außenwand ist verdickt und die Verdickung kutisiert. Unter der Epidermis folgen rundherum 6 Reihen von Kollenchymzellen. Die Kollenchymzellen besitzen allseitig gleichmäßig bis 7 μ verdickte Zellwände. Das übrige Gewebe ist parenchymatisch mit wenig verdickten Wänden, kleinen Interzellularen und rundem Lumen. Im ganzen umfaßt das Mesophyll des ausgewachsenen Blattgrundes 45—50 Zellreihen.

Besonders interessant und für die physiologische Leistung der Schuppen wichtig ist bei dieser Species die komplizierte chemische Umwandlung der Zellmembranen und die Ausbildung eines beiderseitigen Periderms, ferner die Anfüllung des ganzes Gewebes mit einem gegen alle möglichen Reagenzien, vorzüglich Säuren, außerordentlich widerstandsfähigen Stoffe. Der Füllstoff ist im Blattgrunde nicht vorhanden. Das für die mechanische Festigung der äußeren Schuppen so charakteristisch ausgebildete Sklerenchym fehlt dem Laubblattgrunde ebenfalls, der dadurch gleichzeitig als Gelenk zu fungieren imstande ist. Merkwürdig ist ferner die auch von Schumann (1889, p. 19) schon erwähnte Ausbildung sehr weitlumiger Siebröhren in den Schuppen. Die äußersten Schuppen sind, wie aus dem Vergleiche des Mesophylls und des Leitbündelgewebes hervorgeht, auf einer früheren Entwicklungsstufe gehemmt

als die inneren, haben indes eine vorzüglich in der Ausbildung eines kräftigen Periderms und in der mikrochemischen Veränderung der Zellmembranen besonders weitgehende eigenartige Weiterentwicklung erfahren. Die innersten Schuppen und der Blattgrund des 1. jungen Laubblattes stimmen auch bei dieser Species in quantitativer wie qualitativer Beziehung weitgehend überein. Für die Weiterentwicklung des Laubblattgrundes ist die starke Vermehrung des Mesophylls, ferner das Fehlen des Sklerenchyms, sowie der für die Knospenschuppen gekennzeichneten Membranveränderungen charakteristisch.

Dem Typus *Aesculus flava* schließen sich einige Species derselben Gattung an, von denen *Aesculus Hippocastanum* etwas ausführlicher geschildert ist, ferner *Rhodotypos kerrioides, Xanthoceras sorbifolia, Ailanthus glandulosa.* Die übrigen *Aesculus*-Spezies sind durch den Besitz eines Drüsenapparates ausgezeichnet.

Aesculus Hippocastanum. An der Knospe sind ca. 5 Paar kreuzgegenständige Schuppen und 3 Paar Laubblätter ausgebildet. Die inneren Schuppen sind am Rande behaart, mit gleichen wolligen Haaren sind auch die jungen Laubblätter dicht besetzt. Die Verteilung und Dichte der Drüsenzotten auf den Schuppen ist schon auf S. 227 ausführlich geschildert.

Bei den innersten Schuppen tritt auf der Oberseite wie auf der Unterseite (nicht wie Hanstein angibt nur auf der Unterseite) ein Periderm auf, welches auf der Oberseite bis 4, auf der Unterseite bis 7 Korkzellen hoch ist. Das Periderm der Oberseite reicht nicht ganz bis zur Basis der Schuppe, und gerade auf dem nicht verkorkten Teile der Oberseite stehen die Drüsenzotten, ähnlich verhält es sich bei den inneren Schuppen, und in dem Maße, wie das Korkgewebe an Ausdehnung abnimmt, nehmen die Drüsenzotten an Zahl zu.

Der braune Rand der Schuppen und die Spitze bestehen aus zum Teil metakutisierten, zum Teil nur stark kutisierten Zellen, deren Membranen sich auch mit Phloroglucin-Salzsäure rot färben. Das übrige Mesophyll ist verdicktes Parenchym mit kleinen Interzellularen und runden bis spaltenförmigen Tüpfeln; es ist nicht kutisiert, wohl sind die peripheren Schichten metadermisiert, wie schon die gelbe Farbe erkennen läßt. Die Leitbündel sind auch hier speziell im Tracheenteile wieder sehr reduziert: in den größten Bündeln der äußeren Schuppen sind etwa 3 – 7 Tracheen vorhanden, die Siebröhren erreichen ein bis zu 25 μ weites Lumen. Die sklerenchymatische Verstärkung über den Leitbündeln ist im Vergleich zu *Aesc. flava* nur schwach, es finden sich zuweilen einzelne (bis 10) nicht sehr dickwandige Sklerenchymzellen, zuweilen ist aber selbst bei den äußersten Schuppen kein Sklerenchym mehr vorhanden. Cadura (1886) gibt hierzu folgendes an (p. 8): „An diesen Bastsicheln kann man demnach auch mikroskopisch die Herkunft der Tegmente aus der Blattstielbasis nachweisen, indem die großen Bastsicheln dieser an den äußeren Tegmenten noch zurückbleiben, an den inneren und innersten wegen ihrer Funktionslosigkeit verschwinden.“ Tatsächlich verhält es sich aber so, daß im

Blattgrunde des Laubblattes kein Sklerenchym vorhanden ist, wohl aber im Blattstiele; dieses Beispiel zeigt wieder die Wichtigkeit der morphologischen Unterscheidung zwischen Blattgrund und Blattstiel. Kurz erwähnen wollen wir noch, daß die Drüsenzotten fast vollständig aus stark kutisierten Zellen bestehen. Nach Behandlung mit Eau de Javelle färbt Chlorzinkjod gelb, Sudan färbt die Membranen rot, die Zellen sind haltbar in kochender konzentrierter Schwefelsäure, werden dagegen in kochender Kalilauge ganz zerstört.[1])

Aesculus glabra und *Aesculus parviflora* verhalten sich ähnlich wie *Aesculus Hippocastanum*.

Bei *Rhodotypos kerrioides* gelangt an den äußersten, nur dem Blattgrunde entsprechenden Knospenschuppen Periderm auf beiden Seiten zur Ausbildung, ebenso bei *Xanthoceras* und *Ailanthus*, wo beide Periderme am Rande der Schuppen aneinanderschließen und bis zu 10 (bei *Ailanthus* nach Schumann bis zu 20) Zellen Höhe erreichen.

8. Typus. *Viburnum dentatum*.

Bei *Viburnum dentatum* stehen an der Knospe 3 Paar gegenständige Schuppen. Die Knospen wurden Ende Januar gesammelt. Innerhalb der relativ geringen Schuppenzahl zeigen sich noch Verschiedenheiten bezüglich der morphologischen Gruppen, denen sie angehören. Die Schuppen des 1. Paares sind typische Blattgrundschuppen; zwar kommt es nicht immer zu einer Abstoßung der Lamina, aber, falls diese unterbleibt, sieht man die Lamina stark verkümmert als trockene, längliche Spitze, an der zuweilen die Blattzähne zu erkennen sind, dem Blattgrunde, der eigentlichen dreieckig geformten Schuppe aufsitzen; durch diese Schuppe ziehen, entsprechend wie im Laubblattgrunde, 3 Leitbündel. Die inneren Schuppen zeigen eine reichere Nervatur, welche hauptsächlich durch die Verzweigung der beiden seitlichen Bündel zustande kommt; diese Bündel höherer Ordnung laufen mehr oder weniger parallel zu den Hauptbündeln und ohne mit diesen zu anastomosieren durch die Schuppe; das Mittelbündel verzweigt sich ebenfalls — allerdings nur in geringem Maße — im oberen Teile der Schuppe fiederig, so daß diese inneren Schuppen also gewissermaßen einen Übergang zu der ersten mophologischen Gruppe bilden, wobei die Anteilnahme des Blattgrundes stark überwiegt.

Es sei hier gleich vergleichend auf das andersartige Verhalten der Nervatur des Laubblattgrundes hingewiesen. Im Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes spalten die beiden Seitenbündel je einen kleinen Flankenteil (das rechte nach rechts, das linke nach links) ab, die Restbestandteile vereinen sich mit dem

---

[1]) Kutisierte Membranen fand ich außerdem noch an den Zellen der Drüsenzotten von *Pyrus Aria*. Behrens (1886) fand; daß die Membran der Kopfzelle wie die Außenmembran der Stielzellen der Öldrüsen von *Pelargonium*, ferner alle Außenwände der Hautdrüsen von *Ononis spinosa* der ganzen Dicke nach kutisiert sind.

Mittelbündel nach einigen Aufspaltungen und Inversionen zu einem einheitlichen Rinnenbündel auf der Übergangszone zum Blattstiel.

Nur ein ganz geringer, nicht abfallender Spitzenteil der eiförmig gestalteten inneren Schuppen ist braun und trockenhäutig. Die Schuppen sind an dem verkümmerten Laminarteil mit wenigen, langen, dickwandigen Haaren besetzt, ebenso auch, aber in reichlicherem Maße die Unterseite der jungen Laubblätter aus der Knospe. Der Übergang von Schuppen zu Laubblättern ist ein ziemlich plötzlicher. Spaltöffnungen sind auf den Schuppen nicht vorhanden.

Anatomie der Schuppen. 1. Schuppenpaar. Die unterseitigen Epidermiszellen der Schuppen des 1. Paares sind außen stark verdickt (8,5—9,9 μ), die Verdickungen sind kutisiert; die oberseitigen Epidermiszellen sind außen 3,5 μ dick und nicht kutisiert. Die unterseitigen Epidermiszellen sind breiter als hoch und haben ein elliptisches, großes Lumen, die Radialwände und die hintere Tangentialwand sind nur wenig verdickt und besitzen spaltenförmige Tüpfel. Die Epidermiszellen der Oberseite sind von gleicher Form, nur im Ganzen kleiner. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind ausnahmslos metakutisiert.

Das Mesophyll ist in ca. 12 Reihen ausgebildelt. Das Parenchym besteht aus runden, weitlumigen Zellen mit kleinen dreieckigen Interzellularen und reicher punkt- bis spaltenförmiger Tüpfelung. In den Ecken des Querschnittes, also an der Randzone der Schuppe, ist das Parenchym kollenchymatisch verdickt. Die zunächst an die unterseitige Epidermis angrenzende Mesophyllzellreihe metakutisiert ebenfalls. Die Zellen dieser Reihe können nun direkt metakutisieren und die daran anschließenden, tieferliegenden Zellen teilen sich, oder aber, und das ist häufiger der Fall, die Zellen der 1. Mesophyllreihe teilen sich selbst schon mehrmals; jedenfalls metakutisieren immer die Teilprodukte ebenfalls und zwar zunächst immer die nach unten zu liegenden Teilprodukte. Auf diese Weise entsteht unter der unteren Epidermis eine gewöhnlich 3 Zellagen starke Schicht verkorkter Zellen.

Es handelt sich indessen nicht um ein Periderm, wie schon aus der unregelmäßigen Entstehungsweise und dem Mangel einer phellogenen Schicht hervorgeht, sondern, ähnlich wie bei *Syringa Josikaea* (s. S. 240), um eine Mittelstufe zwischen Periderm und Metakutis. Die metakutisierten Zellen schließen alle interzellularraumfrei aneinander und bekommen über die Suberinlamelle noch ziemlich starke Auflagerungen von reinen Kohlehydratlamellen (diese können eine Dicke von 2–3 μ erreichen). Zuweilen fand ich auch an der Oberseite der Schuppe ganz vereinzelte Zellen metakutisiert. Was den weiteren mikrochemischen Charakter der metakutisierten Zellen anlangt, so sei noch folgendes erwähnt. Die gemeinsamen Primärmembranen dieser Zellen sind verholzt, vorzüglich stark bei den an die unterseitige Epidermis direckt anstoßenden Mesophyllzellen; außerdem sind diese Lamellen auch kutisiert, sie färben sich nach längerer Eau de Javelle-Behandlung mit Chlorzinkjod gelb, während Vergleichsschnitte mit Phloroglucin-Salzsäure

keine Holzreaktion ergaben; außerdem zeigten die Lamellen die Sudanfärbung. Stark verholzt sind die Primärmembranen der Zellen des äußerlich braun erscheinenden, metakutisierten und abgestorbenen Saumes der Schuppen. Die Verdickungen der Epidermen sind nicht verholzt

Die Leitbündel dieser Schuppen sind speziell im Siebteil stark reduziert. In mittlerer Höhe der Schuppe finden sich im Mittelbündel etwa 25 Tracheen, vereint in kleinen Strängen von 1—5 Tracheen. Im unteren Teile der Schuppe stehen etwa 50 Tracheen im Mittelbündel und sind in Strängen oder in 1—2reihigen Platten angeordnet. In den bedeutend schwächeren Seitenbündeln stehen die Tracheen zu einem einzigen kleinen Strange vereint.

Auf Längsschnitten sieht man, daß die verkümmerte Lamina ganz aus metakutisierten Zellen besteht; diese Zellen haben vorher häufig noch eine mehr oder weniger schräg gestellte, das Lumen durchziehende Querwand ausgebildet. Die Suberinlamellen sind in diesem Teile äußerst zart, etwa 0,8 μ, heben sich aber in den Präparaten nach längerer Behandlung mit Eau de Javelle und färben mit Sudan sehr deutlich von den Primärmembranen, wie auch von den ihnen noch übergelagerten Kohlehydratlamellen ab. Die Metakutisierung der Spitze hängt mit der der Unterseite der Schuppe direkt zusammen und geht in sie ohne Unterbrechung über. Die Längsschnitte zeigen weiter, daß die Mesophyllzellen wie auch die Epidermiszellen ein wenig in der Richtung des Schnittes gestreckt sind.

Auf Querschnitten erscheinen die Epidermiszellen beider Seiten breiter als hoch und nicht nach außen vorgewölbt. Über und unter den Hauptbündeln, von diesen und von den Epidermen durch stärkeres Parenchym getrennt, findet sich eine Zone zarten Parenchyms mit reichlichen Mengen von Kalkoxalatdrusen in den einzelnen Zellen. Die gemeinsamen Membranen des verdickten Parenchyms sind durchschnittlich 4—5 μ dick. Die Mesophyllzellen besitzen spaltenförmige Tüpfel. In allen Mesophyllzellen und teilweise auch in den Epidermiszellen, vorzüglich aber in den die Leitbündel begleitenden Mesophyllzellen, finden sich zahlreiche, mit Sudan rotwerdende Fetttröpfchen.

2. Schuppenpaar. Bei den Schuppen des 2. Paares sind 8 Mesophyllzellschichen ausgebildet. Die Parenchymzellen sind von gleicher Form wie die des 1. Paares, nur die Mesophyllzellen der der oberseitigen Epidermis benachbarten 2. und 3. Zellreihe zeichnen sich durch relativ zarte Struktur ihrer Wandungen aus; diese Zellen führen reichlich Oxalatdrusen. Die unterseitigen Epidermiszellen sind ebenso hoch wie breit und besitzen nach außen vorgewölbte, sehr stark (bis 12 μ) verdickte und kutisierte Außenwände. Die oberseitigen Epidermiszellen sind ebenfalls an der Außenwand stärker verdickt (5 μ) als die entsprechenden Zellen der äußersten Schuppen. Die Zellen der oberseitigen Epidermis sind nicht vorgewölbt und ihre Verdickungen nicht kutisiert; beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Der braune Spitzenteil dieser Schuppen ist wieder metakutisiert und daran schließt sich

wieder, jetzt aber nur noch etwa bis zur Mitte der Schuppe reichend und nicht in so starkem Maße wie bei den ersten Schuppen ausgebildet, eine metakutisierte Zone der äußersten Mesophyllzellreihen an. Die metakutisierten Zellen sind genau so wie die oben beschriebenen gebaut. Die Leitbündel sind immer noch sehr reduziert. Die Tracheen stehen im Hauptbündel in Strängen zusammen und zwar werden die einzelnen Stränge aus 12 und mehr Tracheen gebildet.

Das 3. Schuppenpaar verhält sich in allen Teilen ähnlich wie das 2., nur hat die Verdickung der Membranen allgemein nachgegelassen. An der Unterseite der Schuppen tritt keine Metakutisierung mehr auf, diese beschränkt sich vielmehr auf den äußersten Spitzenteil.

Die innersten Schuppen besitzen neben dem Mittelbündel 9—10 Mesophyllzellreihen. Die 6—8 der unterseitigen Epidermis benachbarten Reihen bestehen aus rundlumigen Parenchymzellen mit 3 μ dicken gemeinsamen Membranen und spaltenförmigen Tüpfeln. Die Interzellularen zwischen den einzelnen Zellen sind ziemlich weit. Ähnlich gebaut ist die der oberseitigen Epidermis zunächst liegende Zellschicht. Das übrige Mesophyll besteht aus zartwandigem Parenchym mit kleinen Interzellularen und führt reichlich Oxalatdrusen. Auch im übrigen Mesophyll finden sich Oxalatdrusen, namentlich in der Nähe der Leitbündel. Die Epidermiszellen der Oberseite sind ebenso hoch wie breit und rundherum verdickt: die äußere Tangentialwand ist 3,5 μ dick und nicht kutisert. Die äußeren Verdickungen der unterseitigen Epidermiszellen betragen ebenso wie bei den äußeren Schuppen 12 μ und sind kutisiert; die äußere Tangentialwand dieser Zellen ist nach außen vorgewölbt. Die Tracheen stehen im Mittelbündel zu 5—10 Tracheen in Strängen vereint, im Ganzen finden sich etwa 20 Tracheen in mittlerer Höhe der Schuppen. In den Seitenbündeln sind die Tracheen zu je einem, bis zu 15 Tracheen umfassenden Strange vereint.

Es zeigt sich also bei den Knospen von *Viburnum dentatum* die häufig zu beobachtende Erscheinung, daß die Verteilung von verkorktem Gewebe auf den Schuppen derartig ist, daß das Knospeninnere wenigstens während der Ruheperiode von einer geschlossenen Korkhülle umgeben ist. Die Korkhülle ist hier einfach (s. auch *Dictamnus*) und kommt dadurch zustande, daß die äußersten Schuppen auf der ganzen, mit der Atmosphäre direkt in Verbindung stehende Fläche, die inneren Schuppen wenigstens an der Spitze und am Rande verkorken.

Anatomie der Laubblätter und Vergleich mit den Schuppen. Es wurde zunächst der Blattgrund eines jungen Laubblattes des 1. Wirtels aus der Knospe untersucht. Um die embryonale Struktur deutlicher erkennbar zu machen, wurden die Schnitte mit Eau de Javelle behandelt zur Entfernung des Plasmas, kurze Zeit in Äther gelegt zur Entfernung der reichlichen, großen Fettropfen und schließlich mit Methylenblau gefärbt. Die Tracheen treten jetzt besonders gut hervor und stehen vereinzelt

oder in kleinen Strängen oder Platten zusammen. Im Ganzen sind etwa 25—30 Tracheen im Mittelbündel angelegt. Der Siebteil ist noch meristimatisch. Neben dem Mittelbündel sind 9—12 Mesophyllzellreihen bereits angelegt. Das Mesophyll besteht aus dünnwandigen, abgerundeten Parenchymzellen, die besonders in den mittleren Schichten in ziemlich lebhafter Teilung begriffen sind. Im Mesophyll finden sich kleine, dreieckige Interzellularen. Die Zellen beider Epidermen sind schwach vorgewölbt. Bei den unterseitigen Epidermiszellen und den ihnen benachbarten Mesophyllzellen beginnt schon eine Verdickung der Membranen. Die Epidermiszellen der Unterseite sind höher als breit, die der Oberseite ebenso hoch wie breit und ihre Lumina von gleicher Größe wie die der Mesophyllzellen. Die schon erwähnten reichlichen Fettmengen finden sich in Form großer Tropfen in sämtlichen Mesophyll- und Epidermiszellen.

Der Blattgrund des ersten jungen Laubblattes zeichnet sich also der innersten Schuppe gegenüber durch eine etwas stärkere Differenzierung des Tracheenteils der Leitbündel aus, während er im übrigen vorzüglich in quantitativer Beziehung weitgehend mit den Schuppen übereinstimmt. Die innersten Schuppen sind ungefähr auf diesem Entwicklungsstadium stehen geblieben, haben aber dann eine dem Laubblattgrunde gegenüber kompliziertere Ausbildung der Nervatur erfahren, worauf wir schon oben hingewiesen haben.

Im Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes sind neben dem Mittelbündel 12 Mesophyllzellreihen entwickelt; mit dem ausgewachsenen Blattgrunde stimmen also in dieser Beziehung die äußersten Schuppen überein. Wir sehen gleichzeitig, daß die quantitative Entwicklung der jungen Laubblätter des 1. Paares Ende Januar schon fast beendet ist. Das Mesophyll des fertigen Blattgrundes ist rund und weitlumig und nicht nur in den Ecken des Querschnittes, sondern auch peripher vorzüglich an der Unterseite verdickt, mit 5 μ dicken gemeinsamen Membranen; das übrige Mesophyll ist unverdickt und führt kleine dreieckige Interzellularen. Eine Blaufärbung mit Chlorzinkjod wird erst nach Behandlung mit Eau de Javelle erreicht, das Parenchym scheint schwach metadermisiert zu sein. Die der unterseitigen Epidermis nächst gelegene Mesophyllzellreihe schließt an diese fast ganz ohne Interzellularen an. Zuweilen tritt auch in den gemeinsamen Primärmembranen des peripheren Mesophylls Verholzung ein. Im Mesophyll sind zahlreiche Kalkoxalatdrusen vorhanden. Die Tüpfel der Zellmembranen sind punkt- bis spaltenförmig. Die Epidermiszellen sind breiter als hoch und haben ein elliptisches Lumen; sie sind an der Unterseite des Blattgrundes größer als an der Oberseite; diejenigen der Unterseite sind außen 4—5 μ dick und die Verdickungen größtenteils kutisiert. Sonst sind im Blattgrunde keine kutisierenden Stoffe nachzuweisen. Die 3 Hauptbündel sind gleichartig und gut entwickelt, die Tracheen stehen in ein- und mehrreihigen Platten, bis zu 12 Tracheen in einer Platte.

Die quantitative Entwicklung des Mesophylls erreicht bei den äußersten Schuppen denselben Grad wie bei der Entwicklung des Laubblattgrundes, bei den ersteren tritt dazu eine für die physiologische Aufgabe der Schuppen bedeutsame qualitative Veränderung durch Metakutisierung. Für den Laubblattgrund ist wieder charakteristisch die starke Förderung in der anatomischen Ausbildung der Leitbündel.

Acer campestre und *Chenopodium bonus Henricus* schließen sich in ihrem morphologischen und anatomischen Verhalten dem Typus *Vib. dentatum* an. Die Metakutisierung erreicht bei ihnen sogar noch einen stärkeren Grad. Die äußersten Schuppen der Knospen von *Acer campestre* sind, abgesehen von einer kleinen lebenden Basis, ganz metakutisiert und abgestorben; die inneren Schuppen sind nur noch im oberen Teile metakutisiert.

Chenopodium bonus Henricus besitzt unterirdische Knospen. Die Knospenschuppen bilden in ihrer Aufeinandenfolge einen Übergang von der 2. zur 1. Gruppe. Die äußersten Schuppen sind echte Blattgrundschuppen; ihr Mesophyll besteht größtenteils aus dünnwandigen Parenchymzellen, nur die peripheren und die den Leitbündeln benachbarten Zellreihen sind kollenchymatisch verdickt. Die Metakutisierung beginnt in der Nähe der Leitbündel, erstreckt sich aber bei den äußersten Schuppen gewöhnlich auf den größten Teil des ganzen Mesophylls. Ähnlich wie bei *Viburnum* teilen sich die einzelnen Zellen häufig durch eine Querwand, bevor die Teilprodukte metakutisieren.

9. Typus. *Acer macrophylla.*

Acer macrophylla sei kurz als derjenige Typus beschrieben, dessen Knospenschuppen der 2. morphologischen Gruppe angehören und anatomisch in erster Linie durch Metadermisierung des Gewebes charakterisiert sind.

Die Knospen von *Acer macrophylla* besitzen in der Regel 10 Paar gegenständige Knospenschuppen. Die äußeren Knospenschuppen sind trockenhäutig, spröde und beiderseits vorzüglich, aber an den der Atmosphäre frei ausgesetzten Teilen der Unterseite dicht mit dickwandigen, einzelligen Haaren besetzt. Die innersten Schuppen sind an der verkümmerten Lamina noch mit einem wolligen Polster dünnwandiger Haare versehen. Die mittleren Schuppen sind die längsten (bis 10 mm lang). Die äußersten Schuppen sind ganz metadermisiert und abgestorben, die innersten bis auf einen Spitzenteil lebend; dazwischen finden sich alle Übergänge.

Ein Querschnitt durch den metadermisierten Teil einer äußeren Schuppe zeigt, daß vor allem die unter der 3. Mesophyllreihe (von der Unterseite her gerechnet) folgenden 4—5 Zellreihen stark gelbleuchtende und gequollene Membranen besitzen und bis fast zum völligen Verschwinden des Lumens obliteriert sind.

Das übrige Mesophyll besteht aus allseitig verdickten Parenchymzellen, welche fast keine Interzellularen zwischen sich führen.

Die unterseitigen Epidermiszellen und die sich ihnen zunächst anschließenden Mesopyllzellreihen sind, wie die Reaktion mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt, in den gemeinsamen Primärmembranen und vorzüglich in den Zwickeln verholzt.

Auf Längsschnitten durch mittlere Schuppen erkennt man, daß der lebende Basalteil von dem metadermisierten Gewebe durch eine etwa 10 Zellen hohe Zone metadermisierter Zellen abgegrenzt ist. Die Suberinlamellen dieser Quermetakutis sind sehr zart, lassen sich aber nach Eau de Javelle-Behandlung durch Sudanfärbung und durch Behandeln mit Chromsäure deutlich nachweisen. Häufig setzt sich die Metakutisierung — ähnlich wie wir das bei *Lonicera alpigena* (s. S. 247) gesehen hatten — noch ein Stück in der unter den Epidermen gelegenen Mesophyllzellschicht nach der Spitze der Schuppe zu fort. Auf Längsschnitten erkennt man ferner, daß sowohl die Epidermiszellen wie die Mesophyllzellen der Schuppen in der Richtung des Schnittes gestreckt sind. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Leitbündel sind in den Knospenschuppen außerordentlich reduziert, ihr Verlauf ist dem oben erwähnten (s. S. 256) bei *Acer Pseudoplatanus* geschriebenen analog.

Der Winterzustand der Knospen wird schon früh erreicht. Anfang Juli waren die Knospenschuppen schon in demselben Umfange wie bei den Winterknospen metadermisiert und abgestorben.

Ähnlich verhalten sich die unterirdischen Knospen von *Petasites alba* deren äußere Schuppen wenigstens zum Teil in den peripheren Mesophyllzellschichten metadermisieren.

C. Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes, der die Nebenblätter bereits zu entwickeln begann, ohne sie jedoch völlig zu differenzieren.

10. Typus. *Crataegus Crus Galli.*

Die zunächst untersuchten Knospen waren im Dezember gesammelt. Bei kräftig ausgebildeten Knospen finden sich 12—14 Schuppen und 10 und mehr junge Laubblattanlagen. Die Schuppen werden von außen nach innen zu zunächst größer — die mittleren sind etwa 4 mm hoch und 3 mm breit — und nehmen dann nach innen zu wieder an Größe ab. Die äußersten Schuppen sind typische Blattgrundschuppen; man sieht in ihnen verlaufend 3 nach oben zu wenig konvergierende Leitbündel, analog dem Grunde des normalen Laubblattes; die Lamina ist abgestoßen und hat eine deutliche Narbe hinterlassen, seitlich von ihr sieht man einen trockenen, schmalen, mehr oder weniger deutlich sich abhebenden Saum, der den Nebenblättern entspricht. Da der Übergang von den innersten Schuppen zu den äußersten Laubblattanlagen ein allmählicher ist, so folgt, daß bei den Schuppen selbst schon ein gewisser Übergang von den Blattgrundschuppen bis zu den Laminarschuppen erfolgen muß. Tatsächlich sieht man die Veränderung sich derartig vollziehen, daß die Lamina zunächst als verkümmertes

schwarzes Spitzchen erhalten bleibt und eine kompliziertere Ausbildung des Leitbündelsystems erfolgt. Die beiden seitlichen Leitbündel spalten sich zunächst mehrmals auf, dadurch eine gewisse Zone der Schuppe als Nebenblattzone charakterisierend; denn bei dem normalen Laubblatte werden die Nebenblätter durch Leitbündel 2. Ordnung der beiden seitlichen Hauptbündel versorgt. Diese beiden seitlichen Bündel senden außerdem einen freien Zweig in die Lamina, während ihr Hauptzweig sich mit dem Mittelbündel im Stiel vereinigt. Die allmählich geringer werdende Anteilnahme des Blattgrundes an der Schuppe gibt sich daran zu erkennen, daß der Zusammenschluß der 3 Leitbündel bei den nach innen zu folgenden Schuppen immer früher stattfindet. Bei noch weiter nach innen zu folgenden Schuppen erfolgt eine weitere Aufteilung, jetzt auch des Mittelbündels, und damit eine nach innen zu fortschreitende Ausbildung der laminaren Zone. Wir haben also hier sämtliche 3 morphologischen Gruppen in der Aufeinanderfolge der Schuppen von außen nach innen durch alle möglichen Übergangsstufen verbunden. Der trockenhäutige Rand der äußeren Schuppen legt sich infolge der schwachen doppelten Krümmung der Schuppen dicht an die Knospe an, was biologisch dadurch von Wichtigkeit ist, daß dieser Rand aus totem und größtenteils metakutisiertem Gewebe besteht, und dadurch einen besonders guten Abschluß nach außen hin gewährleistet. Die metakutisierten Zellen werden häufig vorher noch durch zarte Querwände gekammert. In der Knospe findet man an den jungen Laubblättern kleine Nebenblätter, sie werden aber bei dieser *Crataegus*-Species bald nach dem Aufbrechen der Knospen abgeworfen.

Wir wollen jetzt im einzelnen die anatomischen Verhältnisse der Knospenschuppen beschreiben.

Anatomie der Schuppen. Äußerste Schuppen. Bei den äußeren Schuppen haben wir auf der Unterseite eine Epidermis und ein aus dieser als Teilungsprodukt hervorgegangenes hypodermales Gewebe. Zur Erläuterung des Begriffes Hypoderm und seiner Definition von Herrn Prof. Meyer zitieren wir aus Kroemer (1903, p. 32): „A. Meyer versteht unter Hypodermen ein- oder vielschichtige, bei allen Organen vorkommende Gewebe, deren Bau erkennen läßt, daß sie die Epidermis in ihren Leistungen als äußerste Schutzschicht unterstützen."

Durch tangentiale Zweiteilung der Epidermiszellen bildet sich eine Initiale, aus welcher sich infolge weiterer Teilungen das Hypoderm entwickelt. Das Hypoderm wird hier 3—4 Zellen hoch; daß diese Teilung in den Epidermiszellen beginnt, läßt sich schon aus dem radialen Zusammenhange aller Epidermiszellen und der darunter liegenden Hypodermzellen vermuten, man kann den Beginn der Teilung entweder an den inneren Schuppen der Winterknospen oder an den äußeren Schuppen im Frühjahr (Mai) direkt feststellen. Die nun in radialen Reihen angeordneten Hypodermzellen ähneln nach ihrer definitiven Ausbildung den Epidermiszellen sehr und haben wie diese eine stark verdickte, äußere Tangentialwand, ebenso stark verdickt sind die Radialwände, die

auf dem Querschnitte eine keilförmige Gestalt haben (s. Fig. 6 a). Über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula.

Cadura (1886) sagt von dem, wie ich mich überzeugte, gleichgebildeten Hypoderm der Knospenschuppen von *Crataegus nigra* mit Unrecht, daß in der Epidermis, wie in den darunter gelegenen schwächer verdickten Zellagen öfters Tangentialteilungen den Anfang einer Peridermbildung anzeigten. Eine Suberinlamelle bildet sich niemals aus, jedoch sind die Zellen in ihren Verdickungsschichten, wie auch Adlerz (1881), dessen Arbeit Cadura übrigens garnicht kennt, für *Crataegus coccinea* angibt, kutisiert. Die Kutisierung beginnt, wie sich an jüngeren Stadien verfolgen läßt, in der gemeinsamen Primärmembran, welche deutlich auf den hinteren Tangentialwänden hervortritt, während sie sich auf den Radialwänden in Sudanpräparaten nicht mehr von den kutisierten Folgelamellen abhebt (s. Fig. 6 b); dort kann man sie aber sichtbar machen durch Behandeln mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod. Im Inneren der Hypodermzellen verläuft noch eine zarte Kohlehydratlamelle. Die Kutisierung der Membranen ist sehr stark; nach längerer Behandlung mit Chromsäure oder nach längerem Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure bleiben diese Zellschichten (abgesehen von der inneren Kohlehydratlamelle) der Form nach vollständig erhalten und färben sich nachher wieder ebenso intensiv mit Sudan. Daß es sich aber tatsächlich um bloße Kutisierung handelt, folgt daraus, daß nach Kochen mit Kalilauge ein mit Chlorzinkjod sich blau färbender Rückstand bleibt. Das Kochen muß sehr vorsichtig geschehen, da sonst die in den unteren Lagen entstehenden großen Seifenkugeln die darüber liegenden hypodermalen Schichten ganz abreißen.

In sämtlichen Epidermiszellen und oft auch noch in den meisten Hypodermzellen findet sich ein brauner Stoff, der die in der anatomischen Einleitung (s. S. 230) angegebenen Eigenschaften des braunen Füllstoffes zeigt; nach Adlerz soll es sich um ein Harz handeln, indes löst sich der Füllstoff weder in Alkohol, noch in Äther und Chloroform.

Bei einer einschichtigen Hypodermis betrug die Wanddicke der äußeren Tangentialwand der Epidermis 7—7,5 μ, diejenige der Hypodermzellen 4—5 μ. Bei Behandlung mit Chlorzinkjod färben sich zuerst die innersten Lamellen dieser beiden Zellschichten intensiv braun. Die Zellen der oberseitigen Epidermis dieser Schuppen sind flach, etwa dreimal so breit wie hoch, außen wenig verdickt, die Verdickungen kutisiert. Über die Epidermis läuft eine dünne Kutikula.

Das Mesophyll besteht in der Mitte der Schuppe neben dem Mittelbündel aus etwa 14—16 Zellagen; an die oberseitige Epidermis anschließend, besteht es aus ziemlich dickwandigem Parenchym mit rundem, relativ weitem Lumen, kleinen Interzellularen und spaltenförmigen Tüpfeln. An die Hypodermis schließen sich durchschnittiich 2 Schichten von Schleimzellen an (s. Fig. 6 c). Diese Schleimzellen, deren Natur Cadura nicht erkannt hat — er spricht S. 12 von „längsgestreckten Räumen, die von einem

Netzwerk feiner Zellstoffäden durchzogen werden" —, sind groß, etwa doppelt so hoch wie breit. Der Protoplast liegt nach der Unterseite der Schuppe zu in einem relativ kleinen Lumen. Der Schleim ist in Form von Lamellen, deren Schichtung man in Alkoholpräparaten gut erkennen kann, an die hintere Zellwand angelagert. Glyzerin eignet sich übrigens auch gut für die Beobachtung, da der Schleim hierin nur sehr langsam verquillt. Über diese Schleimlamellen geht abschließend eine Zelluloselamelle herüber, sehr oft werden auch mehrere, bis zu 4 derartige Zelluloselamellen angelegt, die dann mit den Schleimlamellen abwechseln (s. Fig. 6c). Die Schleimlamellen färben sich intensiv mit Methylenblau-Glyzerin, wenn sie vorher mit alkoholischer Methylenblaulösung behandelt werden, nicht dagegen mit Kongorot. Kupferoxydammoniak löst nicht, weder Chlorzinkjod noch Jodjodkalium färben die Schleimlamellen blau. Wir haben es demnach hier mit Schleimlamellen zu tun, die der ersten der drei von A. Meyer aufgestellten Gruppen angehören (1907, S. 40). In Wasser verquellen diese Lamellen sofort, und die Zelluloselamellen durchziehen isoliert bogenförmig das Lumen (die Zellstoffäden Caduras?), ebenso verquellen sie in Chloralhydrat. Adlerz hat die Schleimzellen bei *Crataegus coccinea* nicht als solche anerkannt, sieht in ihnen vielmehr ein reichlich luftführendes Gewebe, welches dadurch einen guten Schutz für die Schuppe bilde.

Schleimführende Zellen in Knospenschuppen sind schon früher bekannt gewesen; so erwähnt Frank (1868, S. 113) von den Gummibehältern der Linde: „Diese finden sich in größerer Menge in den Stipulis und in den Knospenschuppen". Es sind dies aber Schleimzellen anderer Art; hier sind die Schleimlamellen der gesamten Zellwand gleichmäßig aufgelagert und nicht von einer Zelluloselamelle bedeckt (vergl. auch A. Meyer, kl. Prakt., S. 129). Auch an anderer Stelle (Frank 1865), wo Frank hauptsächlich Schleimzellen von Samen, Knollen und Achsen untersucht hat, hat er keine Schleimzellen von dem hier auftretenden Typ gefunden. Walliczek (1893, p. 209) teilt die Schleimzellen der Blattepidermen in verschiedene Typen ein, je nach der Anzahl der auf die Schleimlamellen aufgelagerten oder mit diesen abwechselnden Zelluloselamellen. p. 246 heißt es: „Im Innern des Pflanzenkörpers treten im Gegensatz zu den einseitigen Schleimmembranverdickungen der Schleimepidermen allseitige Schleimmembranverdickungen auf. Nur bei Loranthus- und Viscumblättern sind die Schleimverdickungsschichten einseitig angelegt." Es besitzen diese Schleimzellen der Loranthaceen aber auch keine tertiäre Zelluloselamelle (G. Marktanner-Turneretscher, 1885). Wir haben also hier bei den Knospenschuppen von *Crataegus* zum ersten Mal ein Beispiel von Schleimzellen mit einseitig ausgebildeten Schleimlamellen und tertiären Zelluloselamellen im nichtepidermalen Gewebe.

Nun ist noch das ganze Gewebe der Schuppen ziemlich stark metadermisiert, wie schon die gelbliche Farbe der Membranen erkennen läßt; eine Blaufärbung mit Chlorzinkjod bekommen wir daher erst nach Behandlung der Schnitte mit Eau de Javelle.

Auch die tertiären Zelluloselamellen der Schleimzellen sind metadermisiert. Nach 24stündigem Liegen in konzentrierter Schwefelsäure sind die Membranen der Parenchymzellen nur wenig gequollen, die tertiären Zelluloselamellen fast unverändert und werden selbst durch Kochen nicht zerstört. Die Leitbündel sind stark reduziert; im Mittelbündel finden sich zerstreut etwa 22 einzelne Tracheen, die mit Phloroglucin-Salzsäure nur schwach rot werden. Im Mesophyll finden sich ferner Oxalat-Einzelkristalle und -Drusen, die, wie man auf Längsschnitten deutlich sieht, hauptsächlich die der oberseitigen Epidermis näher gelegenen Leitbündel begleiten. Die oberseitigen Epidermiszellen erscheinen auf Längsschnitten doppelt so lang wie hoch, die hypodermalen Zellen wie auch die Mesophyllzellen ebenso lang wie hoch. Neben dem Mittelbündel sind auf mittlerer Höhe der Schuppen durchschnittlich 15 Mesophyllzellreihen vorhanden. Das Mesophyll besteht, abgesehen von den Schleimzellen, aus gleichartigen, rundlumigen Parenchymzellen mit im Mittel 3,5 μ dicken gemeinsamen Membranen. Im Mesophyll finden sich nur kleine Interzellularen.

Innere Schuppen. Bei den weiter nach innen zu folgenden Schuppen nehmen zunächst die Schleimzellen an Zahl zu, es werden 3—4 Reihen übereinander ausgebildet, nehmen jedoch bei den noch weiter nach innen zu gelegenen Schuppen wieder an Zahl ab und bekommen dann eine mehr gestreckte Form. Bei einer Schuppe des 5. Paares ist das Mesophyll noch etwa 10 Zellreihen stark. Ein Hypoderm ist nicht mehr vorhanden und nur die 10—12 μ starken Verdickungen der epidermalen Außenwand sind noch kutisiert; die Verdickungen der Parenchymzellen sind immer noch stark; im Mittelbündel finden sich etwa 35 Tracheen. Bei dem 7. Schuppenpaar sind noch 7 Mesophyllzellreihen vorhanden; die epidermale Verdickung beträgt 7—8 μ; nur stellenweise sind noch 2 Schleimzellreihen übereinander ausgebildet.

9. Schuppenpaar. Die unterseitigen Epidermiszellen sind größtenteils mit Schleimlamellen versehen, ebenso auch einige der oberseitigen Epidermiszellen. Bei dem 11. Schuppenpaar treten die Schleimzellen im Mesophyll sehr zurück und beschränken sich schließlich ganz auf die Epidermen, den allmählichen Übergang zum Laubblatte auch daran erkennen lassend. Bei allen Schuppen ist die der oberseitigen Epidermis benachbarte Mesophyllzellschicht ohne Interzellularen mit der Epidermis verbunden. Die Metadermisierung, die, wie erwähnt, bei den äußersten Schuppen stark ist, ist bei den mittleren Schuppen nur noch gering, und zwar bei den untersuchten Knospen meist bei dem 9. Schuppenpaare gar nicht mehr vorhanden. Die innersten Schuppen sind in mittlerer Höhe neben dem Mittelbündel noch 9, im übrigen 5 Mesophyllzellreihen stark. Die gemeinsamen Membranen der Mesophyllzellen sind 2—2,5 μ dick, ebenso stark sind die außenseitigen Verdickungen der Epidermen. Die Epidermiszellen der Unterseite sind ebenso breit wie hoch, diejenigen der Oberseite breiter als hoch. Die Tracheen stehen im Mittelbündel zu Strängen von 1—6 Tracheen angeordnet.

Im Januar sind selbst bei den äußersten Schuppen noch keinerlei anatomische Veränderungen im basalen Gewebe wahrzunehmen, welche zu dem Abfall der Schuppen in Beziehung stehen.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Ein ganz ähnliches Bild wie die soeben beschriebene innerste Schuppe zeigt uns ein Querschnitt durch die Mitte des 1. jungen Laubblattes aus der Knospe. Auch hier sind neben dem Mittelbündel 8—9, im übrigen 5 Mesophyllzellreihen angelegt. Die beiden peripheren Mesophyllzellreihen sind gleichmäßig gestaltet und schließen fast ohne Interzellularen an die Epidermen an. Das Mesophyll ist noch meristematisch, die einzelnen Zellen sind noch nicht gegeneinander abgerundet und besitzen 0,6—0,8 μ dicke gemeinsame Membranen. Die Tracheen stehen genau so angeordnet wie in der Schuppe, sind nur im Ganzen in geringerer Anzahl entwickelt. Wie in den Schuppen finden sich auch hier reichlich Oxalatkristalle. Aus dem Vergleiche ersieht man, daß die inneren Knospenschuppen in quantitativer Beziehung weitgehend mit den ersten jungen Laubblättern übereinstimmen, also auf dem Entwicklungsstadium, das diese im Winter erreicht haben, stehen geblieben sind. In qualitativer Beziehung, also in der Verstärkung der Membranen, der Verschleimung der Epidermen usw., sind die Schuppen den im Ganzen noch meristematischen Laubblättern in der Entwicklung vorangeeilt.

Auf einem früheren Entwicklungsstadium als die inneren Schuppen sind die äußersten, dem Blattgrunde und Nebenblättern allein entsprechenden Schuppen gehemmt. Um einen Vergleich zwischen ihnen und dem Laubblatte anzustellen, wurde zunächst der Blattgrund eines ersten jungen Laubblattes aus der Knospe untersucht. Dieser besitzt genau wie die äußersten Schuppen ein neben dem Mittelbündel 15 Zellen starkes Mesophyll mit kleinen Interzellularen. Das Mesophyll besteht aus gleichlumigen, unverdickten Parenchymzellen. Die Tracheen des Mittelbündels stehen zu Strängen von 2—3 Tracheen vereint, im Ganzen sind etwa 10 Tracheen vorhanden. Der ausgewachsene Blattgrund umfaßt 25—30 Zellagen und weder im Mesophyll noch in der Epidermis sind Schleimzellen ausgebildet. Die Epidermis der Unterseite des Blattgrundes besitzt an der Außenseite eine 6—7 μ dicke, stark kutisierte Tangentialwand und ist von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Kutisierung erstreckt sich keilförmig auch auf die Radialwände und greift zuweilen mehr oder weniger weit auf die hinteren Tangentialwände über, zuweilen ist sogar, wie bei den Epidermiszellen der äußeren Schuppen, die ganze mit der zunächst benachbarten Mesophyllzelle gemeinsame Primärmembran kutisiert; es finden in den Epidermiszellen keine Tangentialteilungen statt; die oberseitige Epidermis des ausgewachsenen Laubblattgrundes ist schwächer verdickt; dieser Epidermis schließt sich das kleinlumige Parenchym ohne Interzellularen an. Das über den 3 kräftig ausgebildeten Leitbündeln — das Mittelbündel besitzt ca. 200 Tracheen — gelegene Parenchym ist weitlumig und stark verdickt. Die zwei Zellen gemeinsame Membran wird bis zu 12 μ dick.

Die Parenchymzellen besitzen runde Tüpfel. Im Blattgrunde befinden sich sowohl Oxalatdrusen wie Einzelkristalle, letztere hauptsächlich in der Nähe der Leitbündel.

In den Epidermen der Laubblattlamina, aber auch nur hier, finden sich die für die Rosaceen charakteristischen Schleimzellen mit einseitiger Schleimanlagerung und einer abschließenden tertiären Zelluloselamelle. Erwähnen wollen wir noch, was für die Rosaceen bisher nicht bekannt war (vergl. Solereder, p. 341), daß die jungen Laubblätter in der Knospe auf der Oberseite unten mit langen, breiten mehrzelligen, ziemlich dickwandigen Haaren besetzt sind.

Die letzte Gegenüberstellung zeigt, daß die äußersten Schuppen in quantitativer Beziehung mit dem Blattgrunde des jungen Laubblattes übereinstimmen. Besonders interessant ist die weitgehende andersartige qualitative Weiterentwicklung, die diese Schuppen dem Laubblatte gegenüber erfahren und die in der Ausbildung einer starken Hypodermis eines mehrschichtigen Schleimzellengewebes, sowie der starken Kutisierung und der Metadermisierung der Zellmembranen besteht. Während der junge Laubblattgrund den äußeren Knospenschuppen gegenüber zu der Zeit in der Differenzierung der Leitbündel noch nachsteht, tritt in der Weiterentwicklung des Blattgrundes, wie wir es auch schon als Charakteristikum für die Typen der anderen morphologischen Gruppen gefunden hatten, in erster Linie eine starke Vermehrung des Mesophylls ein. Dieses Mesophyll zeigt aber im Unterschiede zu den Schuppen einen durchweg gleichartigen Charakter. Schleimzellen finden sich beim Laubblatte nur in Form der für alle Rosaceen typischen Schleimepidermiszellen der Laubblattlamina. Im Laubblattgrunde fehlen die Schleimzellen ganz.

Dem Typus *Craetaegus Crus Galli* schließen sich von den übrigen noch von mir untersuchten Species an: *Crataegus coccinea* und *Crataegus nigra,* welche sich ganz analog verhalten. Bei *Crataegus oxyacantha* wird kein Hypoderm an der Unterseite der Knospenschuppen mehr ausgebildet. Schleimzellen von dem oben bei *Crataegus Crus Galli* beschriebenen Typ sind bei dieser Species nur in geringer Anzahl in den mittleren Schuppen vorhanden. Der obere Teil der äußeren Schuppen ist stark metadermisiert und äußerlich an der braunen Farbe und trockenen Konsistenz erkenntlich.

11. Typus. *Liquidambar styraciflua.*

Die Knospen wurden Anfang Dezember gesammelt. An der Knospe sind etwa 9 Schuppen und 6 oder mehr junge Laubblattanlagen vorhanden. Die Schuppen nehmen zunächst an Größe zu — die mittleren sind etwa 5 mm lang — und dann wieder ab; die äußersten Knospenschuppen sind derb und mit einem gebräunten Saume versehen. Im oberen Ende der Schuppen ist die verkümmerte Lamina sichtbar und seitlich davon stehen 2 schwarze, den Nebenblättern entsprechende Spitzen. Die inneren Schuppen sind

zarter, aufgerollt und am Rande, vorzüglich da, wo er sich überdeckend zusammenschließt, mit langen, spitzen, nicht sehr dickwandigen Haaren versehen. Die Fläche der Schuppen ist nicht behaart.

Die Knospenschuppen entsprechen dem Blattgrunde im Verein mit den Nebenblättern, wie man schon äußerlich besonders gut nach Aufhellen in Chloralhydrat an dem Verlaufe der Nervatur erkennen kann, und bilden nach innen zu einige Übergangsstufen, wobei aber der Übergang zum Laubblatte selbst doch noch ein plötzlicher ist. Bei den inneren Schuppen tritt zuweilen eine etwas tiefere Spaltung zwischen der Nebenblatt- und der Laminarregion auf, während zugleich die verkümmerte Spitze selbst keine Differenzierungen erkennen läßt (s. Fig. 7a—7c).

Das Leitbündelsystem ist, vorzüglich bei den inneren Schuppen, inbetreff seiner Aufteilung stark ausgebildet. Wie den Blattgrund, so durchziehen auch die Schuppe 3 Hauptnerven. Zugleich mit den Schuppen wurden junge Laubblätter aus der Knospe mit aufgehellt und untersucht, diese zeigen, daß die nach außen zu erfolgende Abzweigung von den beiden seitlichen Hauptnerven ganz in das Nebenblatt übergeht und sich dort weiter verzweigt. Bei den Schuppen erfolgen mehrere Abzweigungen der seitlichen Hauptnerven und von diesen ausgehend wieder reichliche Verzweigungen höherer Ordnung (s. Fig. 7a—7d). Bei den jungen Laubblättern stehen auf der Spreite, allerdings nur vereinzelt, ebenfalls lange, spitze Haare. Spaltöffnungen sind auf den Schuppen nicht vorhanden.

Anatomie der Schuppen. Bei den äußersten Schuppen sind die Zellen sowohl der unterseitigen wie der oberseitigen Epidermis stark verdickt. Die Tangentialaußenwand der unterseitigen Epidermiszellen wird bis 8—9 μ, die der oberseitigen bis 4,8 μ dick, sie ist mit zahlreichen Tüpfelkanälen versehen und verholzt, allerdings nicht immer ununterbrochen, d. h. es liegen zwischendurch auch vereinzelte unverdickte und unverholzte Zellen. Die Reaktion mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt, daß die Verholzung hauptsächlich die hinteren Tangentialwände und die Radialwände betrifft; die äußeren Tangentialwände sind in ihren Verdickungen nicht verholzt, dagegen wohl kutisiert.

Die Verholzung der Epidermiszellen ist eine relativ seltene, aber gerade den Hamamelidaceen zukommende charakteristische Eigenschaft; wenigstens heißt es bei Engler-Prantl (Bd. III, p. 40): „Die Epidermis (der Blätter) hat fast stets verholzte und auf der Außenseite stärker verdickte Wandungen". Reinsch (1890) erwähnt allerdings bei Untersuchungen der Blattepidermen der Hamamelidaceen nichts von Verholzung. Dippel (1898) gibt teilweise Verholzung der Blattepidermiszellen an für *Cycas* (p. 319), *Nerium, Gastena verrucosa* (p. 642), *Chamaedorea gracilis* (p. 643). Wir wollen noch einen anderen Fall von verholzten Epidermen erwähnen, nämlich den bei der Samenschale der Mandel; Zörnig (1909) sagt p. 11 davon: „die braune, schülferige Samenschale besitzt eine Epidermis aus ungleich großen, tonnenförmigen, besonders in der unteren Hälfte reichgetüpfelten, dünnwandigen Steinzellen mit verholzten Wandungen".

Wenn also, wie wir daraus ersehen, eine Verholzung der Epidermiszellen eine den Knospenschuppen durchaus nicht allein zukommende Eigenschaft ist, so ist doch von Interesse, daß sie in unserem Beispiele, wo sie gerade für die Leistung der mechanischen Festigkeit von Vorteil ist, in besonderem Maße ausgebildet ist. Bei der oberen Epidermis ist die Verholzung in stärkerem Maße ausgebildet, als bei der unteren Epidermis.

In den Epidermiszellen — in stärkerem Maße bei der unterseitigen Epidermis — ist reichlich brauner Füllstoff vorhanden, der sich ähnlich verhält, wie der bei *Crataegus Crus Galli* in den hypodermalen Zellen vorhandene. Unter den Epidermen folgt beiderseits zuweilen rund um das Mesophyll herum und an den Rändern der Schuppe zusammenschließend ein Periderm. Das an der Unterseite der Schuppe gelegene Periderm ist stärker ausgebildet, als an der Oberseite. An der Unterseite gelangen etwa 4 Korkzellreihen zur Ausbildung, an der Oberseite deren nur 2. Die Korkzellen sind sämtlich von tafelförmiger Gestalt mit geraden Tangential- und Radialwänden, ziemlich weitlumig, etwa halb so hoch wie breit und mit einer deutlichen Suberinlamelle versehen (s. Fig. 7e und 7f).

Im unteren Teile der Schuppe finden sich etwa 22—25 Mesophyllzellreihen. Durch die Schuppe verlaufen im unteren Teile, den 3 Hauptleitbündeln entsprechend, 3 sie begleitende große Harzgänge, im oberen Teile deren mehrere. Das diese Harzgänge umgebende Parenchym ist englumiger als das übrige Mesophyll; die Mesophyllzellen sind relativ stark verdickt, rundlumig und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Die Interzellularen sind nur klein. In der Regel sind peripher nach der Unterseite zu 2, nach der Oberseite zu eine Mesophyllzellschicht mit kollenchymatischen Verdickungen ausgebildet und schließen ohne Interzellularen aneinander; sie sind wenig längs gestreckt, während das übrige Parenchym aus isodiametrischen Zellen besteht. Im Mesophyll liegen große Kalkoxalatdrusen. Die Leitbündel sind bei den äußersten Schuppen nur sehr schwach entwickelt. Besonders auf Längsschnitten erkennt man, daß die am Rande der Schuppe ja überall genäherten beiden Periderme, vorzüglich am oberen Rande sich vereinigen und dort im Verein mit den außerhalb des Periderms noch liegenden, durch dieses vom Mesophyll der Schuppen abgetrennten, metakutisierten Parenchymzellen einen mehr oder weniger breiten Saum bilden, der als äußerlich brauner Rand sichtbar ist und durch seine anatomische Beschaffenheit sowohl wie durch seine an die Knospe angedrückte Lage einen außerordentlich günstigen Abschluß des Knospeninneren darstellt (vergl. *Syringa, Crataegus*).

Wir wollen jetzt die anatomischen Verhältnisse bei den inneren Schuppen betrachten.

Bei der 4. Schuppe sind die unterseitigen Epidermiszellen noch fast durchweg, besonders in der Mitte des Querschnittes in den inneren Lamellen verholzt; die äußere Tangentialwand ist stark verdickt (7—8 μ) und die Verdickung kutisiert. Die oberseitigen Epidermiszellen sind kleiner und nicht so stark verdickt.

Die äußere Tangentialwand ist etwa 3—4 μ dick; die Zellen der oberseitigen Epidermis sind nicht mehr verholzt. Beide Epidermen sind mit einer dünnen Kutikula bedeckt. Im Mesopyll sind 12—15 Reihen dickwandigen Parenchyms vorhanden. Die Korkbildung ist früh stehen geblieben, unter der unterseitigen Epidermis ist höchstens noch eine Korkzellreihe entwickelt, während an der Oberseite der Schuppe gar keine Korkzellen mehr ausgebildet sind. (Die Schnitte wurden immer, wenn nicht besonders anders hervorgehoben, durch den mittleren Teil der Schuppen geführt.) Sowie bei den 3 äußeren Schuppen ist auch bei der 4. Schuppe das Gewebe schwach metadermisiert. In den Leitbündeln stehen die Tracheen, in den Hauptbündeln 25—30 an der Zahl, zu einzelnen kleinen Strängen vereint, zusammen; in den schwächeren Leitbündeln findet sich je ein Tracheenstrang.

Bei der 6. Schuppe sind die anatomischen Verhältnisse insofern gegenüber der 4. Schuppe andere, als die Verdickungen im ganzen Gewebe geringer sind, sich ferner gar keine Verholzungen und gar keine Ansätze zur Peridermbildung mehr zeigen. Die Zahl der Harzgänge und ebenso die der immer noch sehr reduzierten Leitbündel ist größer als bei den äußeren Schuppen. Metadermisierung ist immer noch schwach vorhanden.

Die 8. Schuppe besteht aus zartem, kleinlumigem Gewebe. Die Epidermiszellen sind nur noch schwach verdickt. Die Mesophyllzellen sind in 12—15 Lagen entwickelt, ihr Lumen ist kaum größer als das der Epidermiszellen. Die Zellen der unterseitigen wie der oberseitigen Epidermis sind in allen Schuppen ebenso hoch wie breit, und die peripheren Mesophyllschichten schließen auch bei den inneren Schuppen ohne Interzellularen an den Epidermen an. In allen Schuppen finden sich vereinzelt Kalkoxalatdrusen.

Anatomie des Laubblattgrundes und Vergleich mit den Schuppen. Um die Schuppen mit dem Blattgrunde zu vergleichen, ist erforderlich, daß wir den Blattgrund in derjenigen Höhe untersuchen, in der die Nebenblätter seitlich inseriert sind. Ein dort geführter Querschnitt vereinigt dann die morphologischen Merkmale der Schuppe: Blattgrundgewebe und seitlich Nebenblattgewebe. Die Anatomie einer Schuppe verhält sich übrigens in ihrer ganzen Höhe annähernd gleichartig.

Zum Vergleiche eignet sich wieder am besten das erste junge Laubblatt aus der Knospe, und zwischen seiner Blattgrundanatomie und der Anatomie der Schuppe herrscht ein in bezug auf die Quantität der Elemente durch die inneren Schuppen vermittelter vollkommener Übergang, der sich auch besonders im Bau der Leitbündel deutlich ausspricht.

Die Anordnung der Tracheen in den Leitbündeln ist in allen Schuppen eine in Strängen von 1—3 Tracheen. Genau dieselbe Anordnung zeigen die Tracheen auf dem Primärstadium des Laubblattgrundes; der Siebteil ist noch unausgebildet. In dem jungen Laubblattgrunde finden sich 15—20 Mesophyllzellreihen in meristematischem Zustande, welche in lebhafter tangentialer wie radialer

Teilung begriffen sind. Die Epidermiszellen sind ebenfalls noch ganz embryonal, mit ziemlich geradlinigen Wänden und etwa von derselben Lumengröße wie die Mesophyllzellen.

Bei der 8. und noch mehr bei der 9. Schuppe sind auch die Epidermiszellwände geradlinig und die Anzahl der Mesophyllzellreihen mit der des jungen Laubblattes übereinstimmend.

Auf diesem eben für den Laubblattgrund beschriebenen Entwicklungszustande sind also, wie aus dem Vergleiche hervorgeht, die inneren Schuppen stehengeblieben. Die äußeren Schuppen, die, wie in der morphologischen Zeichnung erkenntlich, mehr allein dem Blattgrunde, der die Nebenblattregion noch kaum differenziert hat, entsprechen, sind auf einem noch früheren Stadium gehemmt worden (s. Fig. 7a).

Im Blattgrunde des jungen Laubblattes sahen wir lebhafte Teilungsvorgänge, daraus können wir schon vermuten, daß der ausgewachsene Blattgrund in quantitativer Beziehung reichlich von dem Bau der Schuppen abweicht. Tatsächlich umfaßt der Blattgrund des ausgewachsenen Blattes 40—50 Mesophyllzellreihen, während die äußersten Schuppen im Maximum nur 22—25 Mesophyllzellreihen entwickeln. Die Zellen des ausgewachsenen Blattgrundes geben uns indes wohl noch Vergleichspunkte qualitativer Art mit den entsprechenden der Schuppen. Die beim Blattgrunde flachen Epidermiszellen sind ebenfalls an der äußeren Tangentialwand verdickt (5 μ) und die Verdickungen sowie auch teilweise die Radialwände kutisiert. Über die Epidermis läuft eine dünne Kutikula. Verholzung der Epidermiszellen findet nicht statt. Kork wird nicht ausgebildet, außer auf den Narben, die die abgefallenen Nebenblätter hinterlassen. Die 5 peripheren Lagen des Blattgrundmesophylls bestehen aus kollenchymatischem Parenchym mit 4—5 μ dicken gemeinsamen Membranen. Dieses Gewebe ist fast interzellularraumfrei. Das übrige Parenchym ist weitlumig und dünnwandig und besitzt relativ große Interzellularen. Die 3 Leitbündel sind sehr gut entwickelt und besitzen zahlreiche, etwa 16, um einen großen Sekretgang nach der Unterseite zu gruppierte Tracheenplatten mit je 7 und mehr Tracheen in einer Platte. Analog wie in den Schuppen finden sich auch im Gewebe des Blattgrundes zahlreiche Kalkoxalatdrusen, vorzüglich in der Umgebung der Leitbündel.

Die Weiterentwicklung des Laubblattgrundes gibt sich also in 1. Linie in einer starken Vermehrung des Mesophylls, sowie in einer weitgehenden Differenzierung der Leitbündel zu erkennen. Demgegenüber ist den äußeren Schuppen die Verholzung der Epidermen und die Ausbildung eines Periderms eigentümlich. Um die Entwicklungsgeschichte der für die Schuppen charakteristischen Veränderungen zu verstehen, wurden jüngere Knospen untersucht.

Während die zwei Parenchymzellen gemeinsame Membran einer äußersten Knospenschuppe im Winter 2,7 μ mißt, ist sie im Sommer (Juli) erst 2—2,4 μ dick; zu dieser Zeit führt das ganze Mesophyll auch Chlorophyll; die unterseitige Epidermis besitzt eine

äußere Tangentialwand von 2,4 μ Dicke, und unter der Epidermis beginnt gerade die Peridermbildung.

Ähnlich wie die Knospenschuppen von *Liquidambar* verhalten sich diejenigen der unterirdischen Knospen von *Glycerrhiza echinata;* nach Schumann (1889) besitzen ferner *Pirus coronaria, P. malus* und *P. torminalis* fast stets ein Periderm auf den untersten Schuppen. In manchen Punkten schließt sich auch *Rhamnus cathartica* diesem Typus an, letztere Species soll jedoch wegen der für ihre Knospenschuppen in erster Linie charakteristischen starken Metakutisierung im folgenden einer eigenen monographischen Beschreibung unterzogen werden.

12. Typus. *Rhamnus cathartica.*

Die Knospen werden im Januar gesammelt. Es finden sich an einer Knospe durchschnittlich 6 Paar Schuppen und 8 junge Laubblätter. Die Knospenschuppen sind vom Typus der Blattgrund-Nebenblattschuppen, sie sind jedoch morphologisch nicht alle gleichwertig. Die äußersten entsprechen mehr dem Blattgrunde allein; der ziemlich derben, breitdreieckigen Schuppe sitzen seitlich als kleine braune Anhängsel die Nebenblätter an, während die verkümmerte Lamina abgeworfen wird und eine bei den äußeren Schuppen deutlich sichtbare Narbe hinterläßt. Bei dem 2. Schuppenpaare sind die flügelartigen Nebenblätter größer und nicht mehr ganz so scharf von dem übrigen Gewebe abgegrenzt. Bei den Schuppen der inneren Paare endlich, die zugleich die größten und am wenigsten derben sind, sind die Nebenblätter mit dem Blattgrundgewebe innig verschmolzen und die Lamina wird bei ihnen nicht abgeworfen, sitzt vielmehr als unscheinbares Spitzchen den Schuppen auf. Zu den jungen Laubblättern findet in der Regel ein sehr plötzlicher Übergang statt. Die Lamina der ersten jungen Laubblätter ist nämlich von den großen und ihr in der Entwicklung vorausgeeilten, getrennt entwickelten Nebenblättern eingeschlossen, so daß wir hier im Inneren der Knospe gewissermaßen noch einen anderen Typ — die Nebenblätter getrennt als Knospenschuppen ausgebildet — vorfinden. Bei den ersten Laubblättern sind die Nebenblätter größer als die Lamina, an der Spitze leicht gebräunt und ebenso wie die innersten Schuppen am Rande mit langen, spitzen, geschlungenen, nicht sehr dickwandigen Haaren besetzt; bei den inneren Laubblättern sind die Nebenblätter kleiner. Mit Chloralhydrat läßt sich ein Aufhellen der Schuppen von Alkoholmaterial nicht gut erreichen, zumal da das Leitbündelsystem außerordentlich schwach entwickelt ist; jedoch läßt uns die ganze äußere Form der Schuppen wie die Art der zuweilen auftretenden Übergangsschuppen über ihren morphologischen Charakter nicht im Zweifel. Frisches Material läßt sich dagegen leicht aufhellen. In den Schuppen — namentlich deutlich in zuweilen auftretenden Übergangsschuppen — verlaufen 2 Hauptnerven, die den Hauptnerven der beiden Nebenblätter entsprechen, während die Schuppe selbst bis zur Mitte gespalten ist und dadurch die

sonst plötzlich eintretende völlige Aufspaltung der Nebenblätter an einer vermittelnden Stufe zeigt.

Anatomie der Schuppen. Die äußeren Schuppen, also etwa die Schuppen des 2. Paares, besitzen eine sehr stark (bis zu 12 μ) verdickte unterseitige Epidermis. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind etwa doppelt so breit wie hoch und besitzen ein sehr flaches Lumen; die hintere Tangentialwand und die Radialwände sind unverdickt, die Verdickungen der Außenwand sind fast ganz kutisiert. Die Kutisierung geht auch in die Radialwände hinein und greift zuweilen teilweise oder auch ganz um die Zelle herum in die mit der nächst gelegenen Mesophyllzelle gemeinsame Primärmembran (vergl. *Crataegus*). Die Zellen der oberen Epidermis sind ganz ähnlich gebaut, nur ist ihr Lumen weiter und ihre äußere Verdickung nur halb so stark. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Das Mesophyll ist, abgesehen von den Peridermzellen, im Maximum 8—10 Zellen hoch und besteht aus wenig verdicktem Parenchym mit durchschnittlich 2,5 μ dicken gemeinsamen Membranen. Es finden sich im Mesophyll nur sehr kleine Interzellularen und Zwickel. Das Lumen der Mesophyllzellen ist rund und mißt etwa 15 μ im Durchmesser; ihre Membranen leuchten gelblichgrün, und eine genauere Untersuchung zeigt, daß das ganze Gewebe der Schuppe bis auf den untersten Basalteil metakutisiert und abgestorben ist. Die Sudanfärbung wird recht deutlich, wenn die Schnitte kurze Zeit in ziemlich konzentrierter Schwefelsäure gelegen haben, dadurch hebt sich die jeder Zelle, auch den des Leitbündelparenchyms und der Epidermen, eingelagerte Suberinlamelle sehr deutlich gegen die übrigen kutisierten, also ebenfalls rötlich erscheinenden Lamellen der Zellmembranen ab. Daß diese Lamellen, vorzüglich die gemeinsamen Primärmembranen, kutisiert sind, zeigt außer der Sudanfärbung auch die Färbung mit Chlorzinkjod nach Behandlung mit Eau de Javelle; die Lamellen färben sich intensiv gelb; ferner werden die Lamellen nach längerem Kochen in Kalilauge mit Chlorzinkjod blau und zwar zunächst deutlich die Folgelamellen, weniger leicht die Primärmembranen und die Zwickel; diese letzteren sind am intensivsten kutisiert, wie besonders die Behandlung mit Chromsäure zeigt. In diesem Reagenz waren nach $2^1/_2$ Stunden noch Spuren der Membranen und vor allem die Zwickel noch deutlich sichtbar, sonst nur noch die Suberinlamellen. Eine Verholzung der Mesophyllzellmembranen findet nicht statt.

Längsschnitte lehren, daß die Schuppen einen lebenden Basalteil besitzen, dessen Mesophyll größtenteils aus Parenchymzellen besteht, welche ähnlich wie diejenigen des Mesophylls des übrigen Schuppengewebes gebaut sind. Die Membranen dieser Zellen sind weder verholzt noch kutisiert, sie färben sich mit Chlorzinkjod blau; die peripheren Schichten bestehen aus kollenchymatisch verdicktem Parenchym. Dieser basale Teil der Schuppen ist beiderseits bedeckt von einem Periderm; die beiden Periderme sind durch ein bogenförmiges Querperiderm verbunden, welches zugleich das tote metakutisierte Schuppengewebe von dem lebenden Basal-

teile trennt. Das Periderm, sowohl der Ober- wie der Unterseite, verjüngt sich sehr bald nach dem oberen Teile der Schuppe zu, und kommt wegen seiner geringen Ausdehnung (höchstens bei den kleinen äußersten Schuppen bedeckt es einen nennenswerten Teil ihrer Länge) für den Schutz der Knospen vor allem im Winter, wenn die Knospen herangewachsen sind, nicht oder kaum in Betracht. Diese Schutzfunktion übernehmen vielmehr die Metakutis, die Kutisierung und vielleicht der vor allem in den Epidermen, aber auch im Mesophyll reichlich vorhandene Füllstoff. Soweit das Gewebe fertig ausgebildet, d. h. metakutisiert und abgestorben ist, findet sich der Füllstoff bereits im Juli in den Schuppen vor. Der Füllstoff verhält sich gegenüber Schwefelsäure, Kalilauge etc. wie der in der anatomischen Einleitung beschriebene braune Füllstoff, und ist weder in Chloroform noch in Äther löslich; er findet sich im Mesophyll besonders in den peripheren Schichten, am Rande und an der Spitze der Schuppe in allen Zellen. Im allgemeinen besitzt der Füllstoff in Schnitten aus Alkoholmaterial eine schwach hellgraue Farbe, während er in den Epidermen braun gefärbt ist, es sind aber alle möglichen Zwischenfarben vorhanden, so daß wir es wahrscheinlich in allen Zellen mit ein und demselben Körper zu tun haben.

Mitte Juni ist das ganze Gewebe der äußersten Knospenschuppen noch lebendig und gibt keinerlei Suberinreaktion. Ende Juli dagegen finden wir dieselben Schuppen schon im fertigen Winterzustande, mit Metakutis und Querperiderm versehen; bei dem 2. Schuppenpaare dagegen ist zu derselben Zeit auch wohl schon mehr als die Hälfte, von der Spitze aus gerechnet, metakutisiert und abgestorben, indes ein Periderm noch gar nicht vorhanden, oder es beginnt gerade seine Bildung auf der Unterseite. Das Querperiderm entsteht also in den Schuppen zu allerletzt.

Auf Längsschnitten sind die Zellen der Epidermen und des Mesophylls etwa doppelt so lang wie breit. Im Mesophyll liegen vereinzelt große Kalkoxalatdrusen. Die Leitbündel sind bei den äußersten Schuppen außerordentlich reduziert. Bei einer Schuppe des 3. Paares sind im größten Bündel nur etwa 7 Tracheen, zu einem Strang vereint, vorhanden; in den Schuppen des 4. Paares sind die Tracheen zuweilen, beim 5. Paare meist plattenförmig angeordnet. Die inneren Schuppen verhalten sich in allen Stücken genau so wie die des 2. Paares, nur lassen die Verdickungen der Epidermen nach; so beträgt die Verdickung bei einer Schuppe des 4. Paares an der unterseitigen Epidermis 6—7 μ, an der oberseitigen Epidermis 2—2,5 μ; das Mesophyll ist 8 Zellen hoch, ganz metakutisiert, abgestorben und mit Füllstoff versehen. Auf den inneren Schuppen finden sich Spaltöffnungen, allerdings nur in geringer Anzahl.

Wie man bei der Untersuchung verschieden alter Knospen oder an den verschieden weit entwickelten Schuppen ein und derselben Knospe erkennen kann, ergreift die Metakutisierung der Knospenschuppen zunächst die Spitzen und die Ränder der Schuppen und schreitet von dort nach unten zu weiter fort; so sehen wir

bei den Schuppen des 5. Paares schon auf den Querschnitten durch die Mitte das Gewebe größtenteils oder ganz aus reich plasmatischen, lebenden Zellen bestehend, das Mesophyll ist 8 Zellen hoch, die unterseitige Epidermis besitzt eine 9 μ dicke äußere Tangentialwand. Zwischen den Parenchymzellen finden sich nur sehr kleine Interzellularen. Die Leitbündel sind wenig besser entwickelt, als bei den äußeren Schuppen; die oberseitige Epidermis ist kaum noch verdickt. Erst bei höher gelegenen Querschnitten sieht man in den Epidermen und am Rande beginnend, vereinzelt auch schon im Mesophyll metakutisierte Zellen; es sind dies auch gerade diejenigen Zellen, die, wie die vorhergehende Betrachtung des Präparates zeigt, mit Füllstoff versehen sind. Die Membranen des lebendes Gewebes werden nach Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod blau, nur vereinzelt färben sich die Primärmembranen, sowie die Zwickel leuchtend gelb, ein Zeichen der hier beginnenden Kutisierung. Verholzung von Membranen ist außer bei den Tracheen nirgendwo vorhanden. Die Tüpfelung der Mesophyllzellen ist spaltenförmig.

Die Nebenblätter der jungen Laubblätter, vorzüglich diejenigen des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe zeigen ebenfalls eine von dem grünen Basalteil sich abhebende, äußerlich erkennbare braune Spitze, welche sich als vollständig aus metakutisiertem Gewebe bestehend erweist. Die Metakutis ist aber hier, wie auch bei den innersten Schuppen, nicht durch ein Querperiderm gegen das übrige lebende Gewebe abgegrenzt. Ein derartiges Periderm wird vielmehr bei den inneren Schuppen garnicht mehr ausgebildet (s. S. 229 der anatomischen Einleitung und vergl. *Prunus padus*); diese innersten Schuppen zeigen ja eine den Laubblättern schon recht ähnliche Differenzierung des Gewebes.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Die Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse der innersten Knospenschuppen einerseits und andererseits der Nebenblätter des ersten jungen Laubblattes ist in quantitativer wie qualitativer Beziehung äußerst weitgehend, wie auch zu erwarten war, da wir diese Schuppen als zwei nicht voneinander getrennten Nebenblättern morphologisch entsprechend erkannt hatten. Wollen wir den Vergleich der anatomischen Verhältnisse auch ziehen zwischen den mittleren Schuppen (den Blattgrund-Nebenblattschuppen) und dem Laubblatte, so müssen wir die Schnitte durch den basalen Teil des jungen Laubblattes führen in der Höhe der Nebenblattinsertionen. Da nun bei dieser Species die mitteren Schuppen einerseits und das junge Laubblatt derselben Winterknospe andererseits auf entwicklungsgeschichtlich recht verschiedener Stufe stehen und geeignete Übergangsformen fehlen, so ist von vornherein eine derartige Übereinstimmung, wie wir sie beim Vergleiche zwischen inneren Schuppen und äußeren Laubblättern anderer Species beobachten konnten, nicht zu erwarten.

Die Schnitte durch den Blattgrund des 1. Laubblattes wurden mit Eau de Javelle behandelt, zur besseren Sichtbarmachung des zarten Gewebes, und darauf mit Methylenblau gefärbt; es zeigt

sich, daß die Leitbündelanlage in dem jungen Laubblattgrunde schon gut entwickelt ist; die Tracheen stehen in Platten von je bis zu 7 Tracheen übereinander. Das Mesophyll besteht aus zartwandigen Parenchymzellen mit kleinen Interzellularen und ist über und unter den Leitbündeln kollenchymatisch ausgebildet. Das Mesophyll ist 11—13 Zellreihen hoch, zeigt also auch daran eine den Schuppen gegenüber fortgeschrittenere Entwicklung des jungen Laubblattes. Das Mesophyll führt zahlreiche große Kalkoxalatdrusen. Die Zellen beider Epidermen sind etwa doppelt so breit wie hoch, die der unterseitigen Epidermis schwach, die der oberseitigen Epidermis nicht verdickt.

Die Nebenblätter fallen beim Aufbruch der Knospen sehr frühzeitig ab; man erkennt an beiden Seiten des ausgewachsenen Blattgrundes die von den Nebenblättern hinterlassenen Narben, die von einem Periderm bedeckt sind; dieses Periderm greift ziemlich weit auf die Unterseite des Blattgrundes über. Die Epidermiszellen des ausgewachsenen Blattgrundes sind etwas höher als breit, auf der tangentialen Außenwand ziemlich stark verdickt (5—7 μ) und diese Verdickungen kutisiert. Das Mesophyll ist parenchymatisch, besitzt nur wenig verdickte Membranen und führt kleine Interzellularen; die peripheren Schichten des Mesophylls sind kollenchymatisch verdickt. Metakutisierung findet nicht statt. Die Leitbündel des ausgewachsenen Blattgrundes sind stark entwickelt, sie enthalten zahlreiche, große, bis 15 Tracheen zählende Tracheenplatten.

Während also, wie wir aus der vorstehenden Gegenüberstellung deutlich ersehen, die äußersten Schnppen den inneren gegenüber kaum eine stärkere Ausbildung des Mesophylls zeigen, tritt beim Heranwachsen des Laubblattgrundes eine starke Vermehrung des Mesophylls, das bis zu 40 Zellreihen umfaßt, ein. Das Leitbündelgewebe ist bei den Schuppen dieser Species außerordentlich reduziert. Die starke qualitative Veränderung des Schuppengewebes, welche in der Metakutisierung und Kutisierung der Membranen besteht, und infolge ihrer Verteilung an den einzelnen Schuppen eine dichtgeschlossene Hülle verkorkter Zellen um das Knospeninnere bildet, bietet in Gemeinschaft mit dem reichlich vorhandenen Füllstoff der Knospe einen äußerst günstigen Schutz, sowie einen vorteilhaften Abschluß des Knospeninneren infolge der durch ihre starke Krümmung der Knospe dicht angepreßten Schuppen.

Ganz ähnlich wie *Rhamnus cathartica* verhalten sich die Knospenschuppen von *Rhamnus saxatilis; Rhamnus frangula* besitzt dagegen offene Knospen, deren Blätter sich durch ihre reichliche Behaarung auszeichnen; ferner schließen sich von den von mir untersuchten Pflanzen dem hier beschriebenen Typus noch an: *Carragana arborescens, Glycerrhiza echinata, Kerria japonica* und *Rosa rugosa.* Alle diese Species haben also als gemeinsames Merkmal eine starke, bei den äußersten Schuppen durchgreifende, bei den inneren Schuppen mehr auf die Spitze und die Randzonen beschränkte Metakutisierung des Mesophylls und in manchen Fällen auch beider Epidermen.

Bei *Rosa rugosa* finden wir in besonders deutlichem Maße die häufiger schon erwähnte Erscheinung, daß die Zellen nicht direkt metakutisieren, sondern erst durch mehrere dünnwandige, paralle Scheidewände gekammert werden, und daß dann erst diese einzelnen Teilprodukte eine ringsherumlaufende Suberinlamelle erhalten. Die Knospenschuppen von *Rosa* sind außerdem durch den Besitz von randständigen Drüsenzotten ausgezeichnet. Bei *Carragana arborescens* tritt unterhalb der reduzierten Leitbündel starkes Sklerenchym auf.

13. Typus. *Prunus padus.*

Wir wollen hier zunächst einen Versuch Goebel's erwähnen. Die Möglichkeit, die Identität von Knospenschuppen- und Laubblattanlage experimentell nachzuweisen, hat Goebel bei zahlreichen Holzgewächsen und zwar bei Vertretern seiner 3 verschiedenen Haupttypen einwandfrei nachgewiesen und für *Prunus padus* ausführlich beschrieben (1880, p. 803 ff.). Er entblätterte im April austreibende Zweige und junge Pflanzen ganz oder teilweise und erreichte, daß die Achselknospen, die normal erst im folgenden Frühjahr zur Entfaltung gelangt wären, sich wenige Tage nach der Entfernung der Stützblätter entwickelten. Dabei unterblieb die Ausbildung der Schuppen ganz oder teilweise, je nach dem Zeitpunkte der Entblätterung und „die Laubblattanlagen, die, wenn man den Sproß sich selbst überläßt, ihre Spreite verkümmern lassen und ihren Blattgrund anders ausbilden, hatten sich hier zu normalen Laubblättern entwickelt, die Metamorphose war unterblieben“.

Goebel rechnet die Schuppen von *Prunus padus* zu den Blattgrundschuppen; wir fügen sie ein in den Typus der Blattgrund-Nebenblattschuppen, da die Nebenblätter, wenigstens bei den mittleren und inneren Schuppen, in bestimmter Weise an dem Aufbau der Knospenschuppen beteiligt sind. Es ergibt sich dies aus dem Leitbündelverlauf. Es treten nämlich bei den erwähnten Schuppen zahlreiche seitliche Verzweigungen an den zum Mittelbündel parallellaufenden Seitenbündeln auf. Vergleichen wir hiermit die Verhältnisse am normalen Laubblatte, so müssen wir den durch die Verzweigung der Seitenbündel versorgten Gebieten stipuläre Natur zuschreiben. Der eigentliche Blattgrund wird durchzogen von 3 Leitbündeln, bei denen keine weiteren Verzweigungen auftreten; so verhalten sich die äußersten Schuppen, bei denen es noch nicht zu einer Differenzierung der Nebenblattregion gekommen ist und welche wir in Übereinstimmung mit Goebel als Blattgrundschuppen bezeichnen können.

An den Knospen gelangen im Durchschnitt 11 Schuppen und 7 junge Laubblätter zur Ausbildung. Der Übergang von den Schuppen zu den Laubblättern ist ein plötzlicher. Bei anderen Rosaceen ist dieser Übergang ein allmählicher und zwar dadurch, daß, wie z. B. bei *Rosa,* deren Schuppen ebenfalls dem Typ der Blattgrund-Nebenblattschuppen angehören, eine Aufspaltung der

Schuppen eintritt, derart, daß je weiter die Schuppen nach innen zu folgen, eine um so größere Zone der Nebenblätter vom Blattgrunde getrennt zur Entwicklung gelangt. Bei *Prunus padus* unterbleibt diese Aufspaltung der Schuppen.

Die äußersten Schuppen sind breiter als hoch, in ihrer ganzen Ausdehnung braun gefärbt und von derber Konsistenz, die inneren länger als breit, aufgerollt und im basalen Teile grün gefärbt. Auf den inneren Schuppen finden sich zahlreiche Spaltöffnungen. An der reduzierten Lamina, die als kleines, braunes Spitzchen an den Schuppen zu erkennen ist, sowie an der Basis der jungen Laubblätter aus dem Inneren der Knospe finden sich kleine Büschel von zarten, mehrzelligen, dünnwandigen Haaren.

Anatomie der Schuppen. 1. bis 4. Schuppe. Querschnitte durch die Mitte der Schuppen weisen etwa 18 Mesophyllzellreihen auf. Das Mesophyll besteht aus rundlumigem, parenchymatischem Kollenchym mit stark verdickten Wänden und kleinen Interzellularen; in den peripheren Schichten sind die Verdickungen am stärksten. Auf Längsschnitten erscheinen die Mesopyllzellen in den peripheren Zellreihen wenig, in den mittleren Zellreihen garnicht gestreckt. Auf dem derberen unteren Teile ist die Schuppe beiderseits teilweise von einem Periderm bedeckt; die beiden Periderme sind durch ein Querperiderm miteinander verbunden und zwar durchdringt dieses Querperiderm z. B. bei der 3. Schuppe das Gewebe am Ende des untersten Drittels. Bei den äußersten Schuppen ist der durch das Querperiderm nach oben zu abgegliederte Teil der Schuppe oft nur eine schmale Randzone, während sich diese Zone bei den mittleren Schuppen auf die Hälfte der ganzen Schuppenlänge oder auf einen noch größeren Teil erstreckt. Nur das Periderm an der Unterseite der Schuppe reicht weit herunter, sodaß der ganze basale Teil dort von einer schützenden Korkschicht bedeckt ist, während das Periderm der Oberseite, welches sich bogenförmig an das Querperiderm ansetzt, sich sehr bald verjüngt, sodaß der unterste Teil der Oberseite wieder frei von Kork bleibt; statt dessen finden wir an der Stelle die Epidermiszellen größtenteils metakutisiert (s. S. 229).

Das Querperiderm hat, wie man an seiner Lage erkennt, nichts zu tun mit einem Trennungsperiderm zwischen Blattgrund und Blattlamina, wie ein solches häufig an den Knospen von *Prunus padus* bei den alleräußersten Schuppen, die die Lamina abstoßen, auftritt (bei diesen äußersten Schuppen sieht man dann im Längsschnitt 2 Querperiderme übereinander, zwischen denen das Metaderm liegt). Es entspricht auch nicht einem Periderm, welches mit einem eine Trennung innerhalb des Blattgrundes verursachenden Periderm morphologisch zu vergleichen wäre, denn eine wirkliche Abtrennung an der Stelle erfolgt bei den Schuppen nie und auch das normale Laubblatt trennt sich beim Blattfall ganz von der Achse, es bleibt nicht etwa ein Teil des Blattgrundes stehen. Das Querperiderm ist also eine, den äußeren Schuppen eigentümliche, als Abgrenzung zweier verschiedener Gewebsteile dienende Neubildung.

Das basale Periderm der Unterseite erreicht zuweilen eine Höhe von 10 Zellen, dasjenige der Oberseite eine solche von 6 Zellen; die Korkzellen sind sehr dünn, plattenförmig mit mehr oder weniger stark gewellten Radial- und Tangentialwänden (s. Fig. 8).

Die unterseitige Epidermis besteht, soweit sie nicht dort, wo ein Periderm zur Ausbildung gelangt, völlig abgestoßen ist, aus Zellen, deren tangentiale Außenwände sehr stark (7—7,5 μ) verdickt sind; ihre Radialwände haben keilförmige Gestalt; die Verdickungen sind stark kutisiert; über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind ebenso hoch wie breit, auch auf Längsschnitten, während diejenigen der oberseitigen Epidermis auf Längsschnitten länger als hoch erscheinen; die Verdickungen der tangentialen Außenwand der oberseitigen Epidermiszellen sind geringer (2,3—2,5 μ), aber ebenfalls kutisiert.

Das oberhalb des Querperiderms liegende Gewebe ist abgestorben und die Zellmembranen erscheinen stark gelb leuchtend; auch die Mesophyllzellmembranen des lebenden Teiles leuchten, allerdings nur schwach, gelblich grün. In Eau de Javelle verschwindet die gelbe Färbung der Membranen. Alle diese Zellen, vorzüglich also diejenigen des abgestorbenen Teiles der Schuppe sind stark metadermisiert. Kutisierende Stoffe sind in den Zellmembranen nicht nachzuweisen. Nur in der Nähe des Querperiderms und zwar im Längsschnitt oberhalb desselben und an das Periderm angrenzend sind vereinzelte der Mesophyllzellen metakutisiert (s. Fig. 8). Ferner sind die an das Querperiderm zunächst anschließenden Mesophyllzellen des toten Gewebeteiles, soweit sie nicht metakutisiert sind, in den Membranen kutisiert. Die Suberinlamelle der metakutisierten Zellen ist in der Figur durch schärfere Konturierung der Membraninnenseite angedeutet. Das Mesophyll erscheint auf Längsschnitten gestreckt und weist spaltenförmige Tüpfel auf.

Der lebende Teil des Grundparenchyms färbt sich mit Chlorzinkjod in den Folgelamellen schwach blau, während die Primärmembranen, sowie die Membranen des toten Gewebeteils gelblich leuchtend bleiben. Nach längerer Behandlung mit kalter Kalilauge tritt die Färbung kaum besser hervor, wohl sehr deutlich nach Behandlung mit Eau de Javelle.

Die Leitbündel dieser äußeren Schuppe sind außerordentlich reduziert.

In sämtlichen Zellen des toten Gewebeteils, sowie in allen Korkzellen findet sich brauner Füllstoff, der sich weder in Kalilauge, noch in Schwefelsäure selbst bei starkem Erhitzen löst. Chloroform, Äther und Alkohol lösen ebenfalls nicht; der Füllstoff tingiert sich in Anilinblau und in Methylenblau.

Wir betrachten jetzt die anatomischen Verhältnisse der mittleren und inneren Schuppen. Bei der 6. Schuppe sind in dem lebenden Basalteile noch etwa 12, in dem oberen abgestorbenen Teile 8—10 Mesophyllzellreihen ausgebildet. Die unterseitigen

Epidermiszellen besitzen 4,8 μ dicke kutisierte Außenwände; die Zellen der oberseitigen Epidermis sind nur noch wenig verdickt und etwas höher als breit. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Das Mesophyll besteht aus rundlumigen, kollenchymatisch verdickten Parenchymzellen und besitzt, besonders in den peripheren Lagen, stark verdickte Membranen. Kleine Interzellularen finden sich hauptsächlich in den mittleren Schichten; auf diese Zellschichten ist auch jetzt die Metadermisierung des lebenden Teiles beschränkt. Der tote Gewebeteil ist wieder in seiner ganzen Ausdehnung stark metadermisiert und enthält reichliche Mengen Füllstoff.

Das Periderm greift auch auf der Unterseite der Schuppen jetzt nicht mehr ganz herunter — etwa noch $^1/_5$ der Basis bleibt von Kork frei — während es auf der Oberseite überhaupt verschwunden ist. Das Querperiderm greift noch ganz durch das Gewebe hindurch.

8. Schuppe. Im Mesophyll finden sich noch 8 Zellreihen, die aus stark verdicktem kollenchymatischen Parenchym bestehen, mit Ausnahme der 3 mittleren Lagen, welche weniger verdickt sind. Die unterseitigen Epidermiszellen besitzen 4—5 μ dicke, die oberseitigen Epidermiszellen 3—4 μ dicke Außenwände, ein relativ weites Lumen und sind schwach vorgewölbt. Die Verdickung der oberseitigen Epidermis ist nicht kutisiert. Die Zellen des oberen Schuppenteiles sind auch hier noch stark metadermisiert, enthalten Füllstoff und sind abgestorben, aber diese Zone ist gegen das lebende Gewebe nicht durch ein Querperiderm abgetrennt — dies gelangt hier nicht mehr zur Ausbildung (s. S. 229) —, sondern vielmehr durch eine Zone kutisierter und metakutisierter Zellen; die Metakutisierung ergreift dort auch die Epidermen. Die kutisierten Membranen bleiben wie die Suberinlamellen lange in Chromsäure erhalten. Die Leitbündel sind hier etwas weiter entwickelt; in den größeren Bündeln finden sich bis zu 30 Tracheen, in Strängen von 6—12 Tracheen vereint.

Die 9. und 10. Schuppe verhalten sich der 8. ganz ähnlich, nur bestehen sie fast ganz aus lebendem Gewebe und haben in allen Verdickungen nachgelassen.

Die innersten Schuppen besitzen neben dem Mittelbündel 8—9 Mesophyllzellreihen. Die Ungleichartigkeit der peripheren und mittleren Zellagen ist verschwunden. Das ganze Gewebe trägt den Charakter eines gleichmäßigen, nicht sehr verdickten Parenchyms, die unterseitigen Epidermiszellen sind wenig höher als breit, die äußeren Tangentialwände 2 μ dick, ebenso dick sind auch die übrigen Zellwände. Die oberseitige Epidermis besteht aus weitlumigen Zellen mit wenig vorgewölbten Außenwänden. Die Leitbündel stimmen mit denen des jungen Blattes überein. Die Tracheen stehen zu 5—7 in Strängen oder Platten zusammen. In allen Schuppen finden sich Oxalat-Einzelkristalle und -Drusen.

Mitte Juni ist ein Periderm noch bei keiner Schuppe auf der Ober- oder Unterseite vorhanden, wohl findet sich bei den äußersten Schuppen die durch die abgestoßene Lamina entstandene Narbe

bereits mit einem Periderm bedeckt. Das Gewebe der äußersten Schuppen ist schon ziemlich stark, besonders in den Primärmembranen, metadermisiert.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Zunächst wurde der Blattgrund des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe untersucht. Das Gewebe ist zart parenchymatisch. Die Epidermiszellen besitzen gerade, unverdickte Radialwände, die der unterseitigen Epidermis sind ebenso hoch oder höher als breit, die der Oberseite weitlumig, mit vorgewölbten Außenwänden, wie bei den inneren Schuppen. Das 9—10 Zellschichten starke Mesophyll besteht aus gleichmäßigen, parenchymatischen, rundlumigen Zellen mit zahlreichen rundlichen Tüpfeln. Im Mesophyll finden sich nur kleine dreieckige Interzellularen. Das Leitgewebe ist noch embryonal, die primären Tracheen sind teils plattenförmig, bis zu 7 in einer Platte, angeordnet.

Im Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes finden sich peripher 5 Reihen stark verdickter kollenchymatischer Zellen, die gemeinsamen Membranen der Kollenchymzellen sind 5—6 μ dick. Das übrige Mesophyll besteht aus relativ weit- und rundlumigem Parenchym und kleinen Interzellularen. Die Anzahl der Mesophyllzellen im ausgewachsenen Blattgrunde beträgt 38—40. Die außenseitige Verdickung der unteren Epidermis ist 4,5 μ, die der oberen 2,5 μ stark. Die Verdickungen der Epidermen sind kutisiert. In den Leitbündeln stehen die Tracheen in großen Platten, bis zu 12 Tracheen in einer Platte. Der Blattgrund ist mit ziemlich zahlreichen, einzelligen, dickwandigen Haaren versehen. Im Blattgrunde finden sich zerstreut, wie in den Schuppen, Kalkoxalatdrusen und Einzelkristalle.

Die Knospen wurden im Januar gesammelt. Zu der Zeit steht also, wie aus den obigen anatomischen Daten hervorgeht, der Blattgrund des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe auf derselben Entwicklungsstufe bezüglich der Differenzierung des Gewebes wie die innerste Schuppe. Letztere unterscheidet sich nur dadurch von dem jungen Laubblatte, daß die Weiterbildung der Lamina völlig unterbleibt und eine Abspaltung der Nebenblätter aus dem Blattgewebe nicht erfolgt. Die nach außen zu folgenden Knospenschuppen haben sich nun von diesem Stadium aus noch weiter quantitativ entwickelt durch Vermehrung des Mesophylls und Entwicklung eines Periderms, qualitativ durch die beschriebene Art der mikrochemischen Veränderung und der Verstärkung der Zellmembranen. Der Blattgrund des Laubblattes erfährt eine Weiterentwicklung derart, daß das Mesophyll in bedeutend stärkerer Weise wie bei den Knospenschuppen vermehrt wird und zwar so, daß das fertige Organ im Unterschiede zu den mehr oder weniger flachen Schuppen eine rundliche Querschnittsform annimmt. Die Verstärkungen der Zellmembranen bleiben in den Epidermiszellen hinter denjenigen bei der Schuppe zurück, während sie in den Mesophyllzellen denjenigen der äußeren Schuppen gleichkommen. Während die Reduktion, die die Leitbündel der Knospenschuppen erfahren, um so stärker ist, je weiter die Schuppen nach außen

an der Knospenachse stehen und bei diesen Schuppen nur die für die mechanische und physiologische Leistung in Betracht kommenden Faktoren besonders zur Ausbildung gelangen, findet eine Weiterdifferenzierung des Leitbündelgewebes in starkem Maße bei der Weiterentwicklung des Laubblattgrundes statt.

In allen wesentlichen Stücken ähnlich verhalten sich die Knospenschuppen der nach Herbarmaterial untersuchten Rhamnacee *Colletia crenata*.

Dem Typus *Prunus padus* sind schließlich von den untersuchten Pflanzen noch die Polygonaceen anzureihen, insofern als die für sie charakteristischen Blattscheiden, welche die Knospenschuppen darstellen, sich morphologisch ähnlich verhalten wie Blattgrund-Nebenblattschuppen. Wir werden weiter unten noch sehen, daß bei Polygonaceen *(Rheum, Polygonum, Rumex)* nicht nur die Knospenschuppen, sondern auch die zahlreichen stehen bleibenden Laubblattscheiden stark metadermisieren.

VI. Die für Knospe als Ganzes charakteristischen Schutzeinrichtungen.

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben über die verschiedenen Arten der für die ganze Knospe in Betracht kommenden Schutzeinrichtungen.

Die Bezeichnung der intrapetiolaren Knospen rührt von Benjamin (1852) her. Er sagt: „Unter intrapetiolaren Knospen verstehe ich solche, die sich innerhalb der Basis des Blattstieles, statt wie gewöhnlich außen und oberhalb desselben in seiner Achsel entwickeln. Es finden sich alle Übergänge bis zur vollständig geschlossenen Höhle.“

Eichler (1861) erwähnt die für die ganze Knospe wirksamen Schutzeinrichtungen, welche durch Umänderungen des Blattgrundes zustande kommen und als sogenannte Stipularscheiden am vorzüglichsten in den Familien der Umbelliferen und Ranunculaceen und als Tuten in den Familien der Magnoliaceen und Polygonaceen ausgebildet sind. Mikosch (1876) versteht unter Knospendecken im allgemeinen folgendes: „Die Knospendecken sind Blattgebilde, die entweder als die ersten seitlichen Sprossungen an der blättererzeugenden Achse erscheinen, oder sie sind mit dem Stamme in Verbindung bleibende Reste von schon abgefallenen Laubblättern.“

Wiesner (1884) spricht in den Fällen, wo Reste des Blattes als Schuppen fungieren, von einer den Stipular-, Vaginal- und Laminartegmenten als gleichwertig nebenzustellenden 4. Schuppenkategorie, den Artikulartegmenten. Diese Artikulartegmente können allein den Schutz der Knospe übernehmen, es können aber auch außerdem — und das scheint häufiger der Fall zu sein — echte Knospenschuppen vorhanden sein.

Feist (1887) hat eine ausführliche Arbeit über die Schutzeinrichtungen, welche die Knospe als Ganzes betreffen, geliefert,

unter Mitberücksichtigung der intrapetiolaren Knospen, sowie der in die Achse versenkten Knospen, die wir intraachsiale Knospen nennen wollen.

Potter (1891) hat Untersuchungen angestellt, betreffs der Schutzeinrichtungen der Knospen tropischer Bäume gegen Trockenheit und Hitze vorzüglich. P. gibt 4 Hauptmittel des Schutzes an: 1. Schutz der Knospen durch Nebenblätter; die Blätter zahlreicher Knospen sind 2. dadurch geschützt, daß sie im Jugendzustande eine vertikale Stellung einnehmen, und so vor den auffallenden Sonnenstrahlen gesichert sind; diese Wirkung kann 3. noch dadurch verstärkt werden, daß die sich entfaltenden Knospen von älteren Blättern beschattet werden. Schließlich erwähnt P. noch den für manche Knospen wirksamen Schutz durch Gummi- und Harzüberzüge.

Über die verschiedenen Arten des Schutzes für den jungen Sproß schreibt Lubbock (1891, p. 142): „This important function is effected in various ways, by the stipules (hier, wie bei den nächsten 3 Typen meint L. die betreffenden Teile des normalen ausgewachsenen Laubblattes), by the base of leaves, by the more or less expanded base of the petiole, by the pedestal of the petiole, by scales, by hairs, by gummi secretions etc.“ Lubbock legt in seiner Arbeit den Hauptwert auf die Nebenblätter; bezüglich ihrer Funktion schreibt er p. 218: „the primary purpose seams to be to protect the bud“, weiter p. 221: „the reason for the presence or absence of stipules seem then quite obvious. When present the petiole is always narrow, semiterete, and tapered to the base. Where stipules are absent, the leaf is often sessile, and, wether or not, its base is always dilated and concave on the inner face, completely enclosing the bud up to a certain stage of its development.“ L. schließt: „This is the answer, the presence or absence of stipules is determined by practical considerations connected with the wants and requirements of the plants.“

Auf die verschiedenartige schützende Funktion für den jungen Sproß haben schon frühere Autoren (Regel 1843, Hilburg 1878) hingewiesen.

Massart (1894) äußert sich über die Funktion der Nebenblätter folgendermaßen: „Ce (les stipules) sont les organes les plus efficaces dans la défense des feuilles. Aussi ces organes sont-ils le plus souvent transitoires: leur function est terminé et ils tombent dès que la feuille est adulte.“

Auch Goebel (1898) und Henslow (1909) erwähnen die häufige Erscheinung, daß Knospen durch die Nebenblätter des Stützblattes oder durch aus Verwachsung der Nebenblätter hervorgegangene Gebilde geschützt werden. „Größe und Form der Nebenblätter hängen offenbar auf das engste mit ihrer Aufgabe, als Knospenschutz zu dienen, zusammen“ (Goebel, p. 557) und es besteht — wie Henslow sich ausdrückt — der Hauptnutzen der Nebenblätter darin, falls sie nicht zur Assimilation dienen, die

junge Knospe in der Blattachsel zu schützen, vorzüglich dann, wenn der Blattgrund nicht verbreitert ist.[1])

Wir sehen also, daß außer den an der Knospenachse selbst stehenden Knospenschuppen noch der mehr oder weniger umgestaltete Blattgrund und schließlich auch die Achse an dem Schutze der Knospe beteiligt sein können. Im folgenden sind die einzelnen Typen dieses Schutzes nach den Angaben der Literatur, sowie nach eigenen Beobachtungen kurz zusammengefaßt.

Schon durch das natürliche Stellungsverhältnis an der Achse ist die Knospe in der Achsel des Laubblattes vor mechanischen Verletzungen bei allen Species mehr oder weniger gesichert; dies betrifft vorzüglich die jungen, selbst in der mechanischen Festigung noch nicht fertiggestellten Knospen, da der Blattgrund in der Regel vor Eintritt der ungünstigen Witterung mit dem Laubblatte abfällt. Der Blattgrund kann nun durch geeignete Umgestaltungen für diese Schutzleistung besonders eingerichtet sein. Wir hatten bereits oben auf die Häufigkeit des Knospenschutzes durch die Nebenblätter des Stützblattes hingewiesen. Als Beispiel hierfür sei *Artocarpus* erwähnt, bei welcher Species nach Potter die Knospen allein durch die Nebenblätter des Tragblattes geschützt werden. Potter konnte die Wichtigkeit dieses Schutzmittels dadurch nachweisen, daß er von derartigen Knospen die Stipeln entfernte und später die Blätter verkümmert fand. Wir hatten oben auch schon die für den Knospenschutz wichtigen, durch Verwachsung der Nebenblätter gebildeten Stipularscheiden bei den Umbelliferen und Ranunculaceen und Tuten bei den Polygonaceen erwähnt.

In vielen Fällen wird nun eine wirksame Schutzleistung durch die alleinige Ausgestaltung des Blattgrundes ohne Beteiligung von Nebenblättern erreicht, eine Tatsache, welche uns die schon gelegentlich der morphologischen Charakterisierung betonte, dem Blattgrunde als Organ zukommende Selbständigkeit bekräftigen kann. Für die zahlreichen hier obwaltenden Übergänge bietet die Gattung *Acer* ein gutes Beispiel. Pax (1885) hat in seiner Monographie dieser Gattung bereits darauf hingewiesen. Bei *Acer pseudoplatanus* schließen die letzten Blätter mit den Blattgründen die junge Endknospe dicht ein, jeder Blattgrund ist dabei — auch bei den Seitenknospen — mit Haaren und Drüsenzotten versehen; noch deutlicher ist dieser Abschluß der Endknospen bei *Acer campestre* und vorzüglich bei *Acer cissifolium*, wo der Blattgrund stark scheidenförmig ausgebildet und mit einem dichten Haarfilz versehen ist; bei dieser Species sind auch schon die Seitenknospen von dem Blattgrunde eingeschlossen, weit stärker ist dies allerdings der Fall bei *A. negundo* und *A. Sieboldianum*, bei welchem wir es schon mit intrapetiolaren Knospen zu tun haben; ehe wir auf diese näher eingehen, sei noch erwähnt, daß Percy Groom (1892) eine

[1]) Es sei hier noch auf 2 Arbeiten hingewiesen (Dostal 1909, Nordhausen 1910), welche über die zwischen Stützblatt und Axillarknospe bestehenden Korrelationsbeziehungen handeln.

Anzahl von Beispielen gibt *(Tabernaemontana, Clusia)*, in denen die durch gegenständige, ausgehöhlte und mit Drüsenzotten ausgestatteten Blattgründe erreichte Kammerbildung bei Endknospen besonders vollkommen ist; bei *Wormia* wird dasselbe sogar durch einen Blattgrund geleitet, dessen rechte und linke Hälfte, nach der Dorsalseite des Blattes umgebogen, eine zylindrische Kammer bilden, in der die jungen Blätter, mit Sekret umgeben, verborgen sind.

Bei *Sophora japonica* ist der Blattgrund nur wenig ausgehöhlt, dabei polsterartig angeschwollen und dicht der Achse anliegend, so die junge Knospe fast ganz bedeckend. Diese Species bildet einen Übergang zu den typischen Intrapetiolarknospen. Bei diesen (z. B. *Rhus typhina, Cladratis tinctoria* und anderen) gelangt die Kammerbildung in stärkstem Maße zur Ausbildung und wird stets von einem einzigen Blattgrunde geleistet. Die die Knospe einschließende Höhle besitzt immer nur eine sehr kleine, oft mit bloßem Auge kaum erkennbare, in dem spitzen Winkel zwischen Blattgrund und Achse gelegene Öffnung; früher oder später wächst die junge Knospe daraus hervor; bei *Vitis riparia* sah ich die Knospe schon früh herauswachsen, sie bleibt dann noch von den trockenhäutigen Nebenblättern des Tragblattes bedeckt. Zuweilen *(Platanus, Aristolochia)* bleiben die Knospen bis zum Laubfall in der Kammer eingeschlossen. In vielen Fällen wird die Schutzwirkung noch dadurch verstärkt, daß nicht nur die Blätter der Knospe, sondern auch die Wandungen der Höhle reichlich mit Haaren *(Platanus, Cladrastis)* und außerdem noch mit Drüsenzotten *(Rhus)* versehen sind.

Besonders wichtig und wirksam sind derartige Ausgestaltungen des Tragblattes dann, wenn das Laubblatt oder die für den Knospenschutz in Betracht kommenden Teile desselben auch während der ungünstigen Jahreszeit erhalten bleiben. Nach meinen Beobachtungen bleibt bei *Tamarix*-Arten das ganze schuppenförmige Laubblatt im Winter erhalten, metakutisiert später teilweise und bedeckt schildförmig die junge Knospe; zwischen dem Laubblattgrunde und der Achse bildet sich später ein Korkgewebe aus. In vielen Fällen bleibt jedoch nur der Blattgrund erhalten, indem sich beim Laubblattfall die Trennungszone zwischen Blattgrund und Blattstiel ausbildet. Der Blattgrund wirkt in solchen Fällen ähnlich wie die Knospenschuppen (Artikulartegment). Beispiele für derartige Artikularknospen sind *Lonicera coerulea, L. ciliata, Cytisus alpinus* u. a. Zuweilen erfährt nun der stehenbleibende Blattgrund noch anatomische, seine Schutzleistung verstärkende Veränderungen. Er kann nämlich — und zwar ist dies vorzüglich der Fall bei unterirdischen Knospen (Polygoneen) — metadermisieren und dadurch lange den zersetzenden Einflüssen des Bodens standhalten, oder er metakutisiert teilweise *(Smilax*-Arten).

Auch bei intrapetiolaren Knospen kann der Blattgrund nach dem Laubfalle noch stehen bleiben *(Periploca graeca)*.

Ehe wir die intraachsialen Knospen besprechen, sei darauf hingewiesen, daß es Knospen gibt *(Actinidia, Ptelea)*, welche be-

züglich ihres Lageverhältnisses zu Achse und Blattgrund Übergänge darstellen von intrapetiolaren zu intraachsialen Knospen. In diesen Fällen liegt nämlich die Knospenhöhle im innersten Winkel zwischen Blattgrund und Achse und wird von beiden begrenzt. Bei den typischen intraachsialen Knospen ist die Knospe in die Achse selbst eingesenkt und der Blattgrund hat mit der Bildung der Höhle nichts mehr zu tun, so bei *Gymnocladus canadensis* und *Catalpa bignoioides;* bei beiden Species ist der Vegetationspunkt der Knospen gleichsam eingestülpt, d. h. die Insertionsstellen der Blätter sind um so weiter nach außen zu und oberhalb des Vegetationspunktes an den seitlichen Wandungen der Höhle gelegen, je älter die Blätter sind. Der Vegetationspunkt selbst liegt infolgedessen am weitesten von der Öffnung der Höhle entfernt, an ihrer Hinterwand. Die Öffnung der Höhle ist nicht so klein wie bei den intrapetiolaren Knospen, ist aber fast völlig verschlossen durch die ersten Blätter der Knospe, welche mit den darunter liegenden Blättern abwechselnd, von den verschiedenen Wandseiten der Höhle her übereinandergreifend, immer die nächstjüngeren Blätter bedecken. Bei *Gymnocladus* sind vorzüglich die am weitesten nach außen zu gelegenen Blätter beiderseits reichlich behaart; auch die elliptische Öffnung der Höhle ist am Rande mit zahlreichen, nach dem Mittelpunkt der Öffnung zu gerichteten, langen, dicken, ziemlich dünnwandigen Haaren versehen. Bei *Catalpa* finden sich auf den Blättern sowie auf dem Rande der Öffnung zahlreiche Drüsenhaare.

Die angeführten typischen Fälle des Knospenschutzes, die der Übersichtlichkeit halber nicht durch Aufzählung aller bisher untersuchten Species besonders bekräftigt wurden (vergl. dafür die Arbeiten von Feist, Potter, Groom, Schneider, Henslow), zeigen die verschiedenartigen Mittel, durch die dasselbe Ziel, nämlich der Knospe den erforderlichen Schutz zu gewähren, erreicht wird. Wir finden, wenn wir die verschiedenen Beispiele überschauen, außer einer der Ausbildung von Knospenschuppen mehr oder weniger ähnlichen mechanischen Wirkungsweise, in der Metadermisierung, in der Metakutisierung und vorzüglich in dem häufigen Vorkommen von Haaren und Drüsenzotten ähnliche anatomische Ausbildungen, wie wir sie auch für die Knospenschuppen zu verzeichnen hatten.

Wir wollen im folgenden an Hand eines Beispiels eine ausführlichere Untersuchung des in diesem Abschnitt über die Artikularknospen Gesagten geben.

14. Typus. *Smilax hispida.*

Die *Smilax*-Arten bieten ein vorzügliches Beispiel für Artikularknospen. Es wurde die unter dem Speciesnamen *S. hispida* aus Hann.-Münden bezogene Form genauer untersucht. Die Knospe wird im Sommer, solange sie noch nicht ausgewachsen ist, ganz von der scheidigen Ausbildung des Laubblattgrundes eingeschlossen. Das Laubblatt trennt sich später oberhalb des Blattgrundes ab,

so daß letztere sowie die beiden seitlich etwas oberhalb der Scheide inserierten Ranken stehen bleiben.

Die Knospe besitzt 10—11 Blätter. Die Schuppen entsprechen morphologisch dem Blattgrunde. Die bei den Schuppen gehemmte Zone der Lamina und Ranken nimmt einen so geringen Anteil an ihrem Aufbau, daß wir von echten Blattgrundschuppen sprechen können, zumal da wir es bei den Ranken nach den neueren Untersuchungen nicht mit Stipulargebilden zu tun haben; es handelt sich vielmehr um morphologisch selbständige Organe (Neubildungen nach Goebel), welche wir mit Herrn Prof. Meyer zu den Nebenorganen rechnen wollen, da es keine umgestalteten Hauptorgane sind.[1])

Der Übergang von den Knospenschuppen zu den Laubblättern ist sowohl in äußerlich morphologischer, wie in anatomischer Beziehung ein sehr allmählicher. Nur die beiden ersten Blätter sind echte Schuppen, während das 3. Blatt häufig schon zu einem Laubblatte wird. Die Schuppen sind tütenförmig aufgerollt, die äußerste ist sogar mit ihren Rändern teilweise verwachsen, wodurch die Knospe ein spitzes Aussehen erhält. Erst im Laufe des Winters bricht die Knospe aus der schützenden Scheide des Stützblattes hervor. Die Blattstellung ist $^1/_2$, infolgedessen umschließt jedes Blatt der Knospe immer das nächstfolgende. An den Schuppen wie auch an den jungen Laubblättern gelangen keinerlei Haare zur Ausbildung. Der Blattgrund des Stützblattes ist nicht nur seiner Stellung und Form nach zu einem ausgezeichneten Schutzorgan der Knospe ausgebildet, sondern übernimmt auch auf Grund seiner anatomischen Struktur, wie wir jetzt sehen wollen, direkt die Funktion eines Knospenschutz-Organes.

Anatomie der Artikularschuppe. Wie ein Querschnitt zeigt, ist die Artikularschuppe in ihrem ganzen Gewebe abgestorben und teilweise desorganisiert. Die unterseitige Epidermis ist gewöhnlich vom Mesophyll abgehoben und ihre Zellen sind zerquetscht, nur die verdickten und kutisierten Tangentialaußenwände ziehen nebst der Kutikula zusammenhängend über das übrige Gewebe hinweg. Der zwischen der losgelösten Epidermis und dem Mesophyll vorhandene Zwischenraum ist mit zahlreichen Pilzsporen und -Hyphen angefüllt. Nur wenige Parenchymzellen der äußersten Lagen, die nicht besonders geschützt sind und deren Membranen nur aus Kohlehydratlamellen bestehen, sind einer Zerstörung preisgegeben, das ganze übrige Gewebe — und zwar ist dies der größte Teil des Querschnittes — ist durch geeignete Veränderung der Zellmembranen dauerhaft.

Was zunächst die mechanische Festigung anlangt, so sehen wir die zahlreichen, den Blattgrund durchziehenden Leitbündel je von 4—5 Zellen hohen, starken, geschlossenen Sklerenchymringen umgeben. Die Sklerenchymzellen sind stark verdickt, ohne Inter-

---

[1]) Vergl. hierüber Goebel (Organographie, p. 432) und Velenovsky (1907. II. p. 453), ferner Colomb (anatomische Charakterisierung der Nebenblattorgane).

zellularen und mit zahlreichen geraden, feinen Tüpfelkanälen versehen.

Das Mesophyll der Artikularschuppe besteht aus relativ weitlumigen parenchymatischen Zellen mit nicht sehr stark verdickten Membranen. Zahlreiche Mesophyllzellen, vor allem die zwischen den Leitbündeln liegenden und diese seitlich miteinander verbindenden, sind in ihren Membranen mehr oder weniger stark verholzt, wie die intensive Färbung mit Phloroglucin-Salzsäure anzeigt. Ferner ist das ganze Gewebe (abgesehen von den wenigen oben erwähnten unveränderten Parenchymzellen) kutisiert. Nach Behandlung mit Eau de Javelle färbt Sudan die Membranen rosarot, Chlorzinkjod gelb; nach Behandlung mit Kalilauge färbt Chlorzinkjod blau. Im Mesophyll finden sich zerstreut zahlreiche, weitlumige Zellen, welche große Raphiden von oxalsaurem Kalk führen. Die Mesophyllzellen besitzen zahlreiche, runde bis elliptische, sehr kleine Tüpfel.

Besondere Erwähnung verdienen die oberseitigen Epidermiszellen und die ihnen benachbarten 3 oder mehr Reihen von Mesophyllzellen, bei welchen die gemeinsame Primärmembran stark verholzt ist. Diese Mesophyllzellen schließen untereinander und an die Epidermis interzellularraumfrei an. Die gemeinsamen Primärmembranen sind außerdem ziemlich stark kutisiert, und infolgedessen lange haltbar in konzentrierter Schwefelsäure. Alle diese Zellen sind schließlich noch metakutisiert, und zwar besitzen sie eine außerordentlich dünne (0,5 μ) Suberinlamelle, welche über den verholzten und kutisierten Lamellen der Primärmembran abschließend verläuft. Der Suberinlamelle sind dann noch Kohlehydratlamellen aufgelagert, welche eine beträchtliche Dicke erreichen können. Auch diese Folgelamellen halten sich gut in konzentrierter Schwefelsäure, selbst beim Erhitzen, erst beim Kochen verquellen sie schnell, während sich gleichzeitig die Suberinlamelle wellig von der Primärmembran abhebt. Die Folgelamellen färben sich mit Chlorzinkjod gelbgrün, nach Behandlung mit Kalilauge dagegen sofort blau. In Chromsäure werden zuerst die Folgelamellen zerstört, alsdann die Primärmembranen, während die Suberinlamellen deutlich hervortretend relativ lange erhalten bleiben. Wir haben es hier also mit einer recht komplizierten, mikrochemisch erkennbaren Struktur zu tun, welche für den Schutz der vollständig in der Artikularschuppe verborgenen Knospe von Bedeutung ist. Die Artikularschuppe übernimmt die Aufgabe des Schutzes fast vollständig allein. Das zeigt uns die Anatomie der Knospenschuppen. Diese zeigen in ihrer histologischen Struktur kaum eine für eine Schutzleistung typische Umgestaltung.

Anatomie der Schuppen. Die erste Schuppe besitzt etwa 15—17 Mesophyllzellschichten. Die Mesophyllzellen haben ein rundes, aber engeres Lumen als die entsprechenden Zellen der Artikularschuppe und sind auch weniger stark verdickt, als jene; sie sind reich netzartig getüpfelt. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind wenig höher als breit und von einer ziemlich dicken, gewellten Kutikula bedeckt; diejenigen der oberseitigen Epidermis sind etwa

doppelt so breit wie hoch und von einer dünnen Kutikula überzogen. Das ganze Gewebe zeigt — abgesehen von den Tracheen — weder Holz- noch Suberinreaktion. Die Membranen der Mesophyllzellen, besonders der peripheren Schichten, glänzen wenig gelblich und erweisen sich als schwach metadermisiert. Es treten auch hier zahlreiche, weitlumige, Raphiden führende Zellen auf. Die Leitbündel sind stark reduziert, in den größten finden sich etwa 7 Tracheen. Die Sklerenchymzellen sind in ihrer Ausbildung ebenfalls im Vergleich zur Artikularschuppe bedeutend zurückgeblieben, und auf eine schmale, nicht mehr ringförmig geschlossene, sondern lediglich nach der Unterseite zu gerichtete, etwa 2 Zellen hohe Zone beschränkt. Bei der 2. Schuppe sind die Mesophyllzellen, die in 10—12 Reihen vorhanden sind, noch kleinlumiger und reich mit Plasma erfüllt. Die unterseitigen Epidermiszellen sind etwa doppelt so hoch wie breit und von einer dünnen Kutikula bedeckt. Das Gewebe ist nicht mehr gegen Schwefelsäure haltbar. Die Leitbündel sind in ihrer Anlage weniger stark reduziert, es sind etwa 12 Tracheen ausgebildet, während das übrige Leitbündelgewebe noch mehr oder weniger meristematisch ist.

Das 3. Blatt ist in allen Teilen zarter als das 2., zeigt aber sonst genau dieselben Verhältnisse. Bei den noch weiter nach innen zu folgenden Blättern finden wir in sehr allmählicher Stufenfolge alle Übergänge bis zum vollständig meristematischen Gewebe.

Während das 3. Blatt beim Austreiben der Knospe häufig eine Übergangsform von Schuppe zu Laubblatt bildet, ist das 4. Blatt der Knospe bereits ein später zur vollständigen Entwicklung gelangendes Laubblatt. Ein Querschnitt durch seinen basalen Teil enthält 10 Mesophyllzellreihen. Die Epidermiszellen sind relativ weitlumig und von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Epidermiszellen der Unterseite sind höher als breit und schließen an die erste Mesophyllzellschicht fast interzellularraumfrei an, diejenigen der Oberseite sind schwach nach außen vorgewölbt. In den Leitbündeln sind 5 Primärtracheen entwickelt. Sklerenchym ist, wie auch schon beim 3. Blatte, nicht ausgebildet.

Bei dem Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes beginnt schon im Laufe des Juli die Veränderung des Gewebes sich zu vollziehen. Bei einigen Blättern fand ich die Zellen zu der Zeit noch durchweg lebend und unverholzt, die Membranen der der oberseitigen Epidermis benachbarten Zellen betrugen 2,5 bis 3 μ, während sie im Winterzustande 8 bis 9 μ Dicke erreichen, bei anderen Blättern dagegen war der Winterzustand schon teilweise erreicht. Das Absterben des Gewebes beginnt in der oberseitigen Epidermis und in den Nachbarzellen, gleichzeitig beginnt die Verholzung der zwischen den Leitbündeln und an den seitlichen Rändern des Blattgrundes gelegenen Mesophyllzellen.

Die unterseitigen Epidermiszellen des Blattgrundes sind ebenso hoch wie breit; die äußeren Tangentialwände sind 7,5 μ dick und die Verdickungen kutisiert, die Radialwände sind keilförmig verdickt.

Smilax cordata-ovata zeigt genau dieselben Verhältnisse, vorzüglich starkes Sklerenchym und Metakutisierung der Oberseite der Artikularschuppe.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse der anatomischen Einzeluntersuchungen.

Wir wollen im Folgenden die Ergebnisse der in Kapitel V geschilderten anatomischen Einzeluntersuchungen kurz zusammenfassen. Aus den Untersuchungen geht mit großer Deutlichkeit hervor, daß die Knospenschuppen „laubblattähnliche" Organe sind, nicht nur in bezug auf den Ort ihrer Entstehung, sondern auch in bezug auf ihre Entwicklungsgeschichte und ihre definitive Ausgestaltung. Das Hauptergebnis der vergleichenden Untersuchung läßt sich folgendermaßen zusammenfassen:

Die älteste, äußerste Laubblattanlage der Winterknospe zeigt sich morphologisch und anatomisch fast vollkommen gleich gebaut wie die auf sie nach außen zu folgende jüngste Knospenschuppe, so daß man also berechtigt wäre, diese innersten Knospenschuppen als einfache „Hemmungsbildungen des Laubblattes" zu bezeichnen. Untersuchen wir aber die weiter nach außen zu folgenden Knospenschuppen und vergleichen wir sie mit den ungefähr entsprechenden Entwicklungsstadien der Laubblätter, so finden wir, daß diese Knospenschuppen nicht mehr reine Hemmungsbildungen genannt werden dürfen, da sich bei ihrer Entwicklung Vorgänge einstellen, welche von den Entwicklungsvorgängen der Laubblätter verschiedenartig sind; diese äußeren Knospenschuppen sind also wohl auch laubblattähnliche, aber von den Laubblättern doch „divergent entwickelte" Organe.

Der fast reine Hemmungscharakter der innersten Schuppen zeigt sich nicht allein in der gleichartigen quantitativen Ausbildung des Mesophylls und der Leitbündel, sondern auch in der bei allen Typen gefundenen mehr oder weniger weitgehend übereinstimmenden qualitativen Ausgestaltung der Gewebe bei diesen Schuppen und bei den in der Knospe auf sie folgenden ersten Laubblättern; dies bezieht sich z. B. auf die gleichartige Form und Größe, wie mikrochemische Struktur der Epidermiszellen, der Mesophyllzellen, die Größe und Verteilung der Interzellularen usw. Die äußeren Knospenschuppen sind auf einem noch früheren Entwicklungsstadium gehemmt als die inneren und haben nachher eine in quantitativer und vorzüglich qualitativer Beziehung stärkere Andersentwicklung erfahren. (Auf diesen beiden für die inneren und äußeren Schuppen verschiedenartigen Tatsachen beruhen die auf S. 223 erwähnten verschiedenartigen Aussagen von Wiesner und Droit.)

Die Andersentwicklung der äußeren Knospenschuppen erfolgt nach verschiedenen morphologischen Typen. Es hat sich bei der anatomischen Untersuchung weiter ergeben, daß sich innerhalb der von mir ausführlich untersuchten 3 morphologischen Gruppen von Knospenschuppen in qualitativer Beziehung ähnliche anatomische

Typen finden, wie aus Tabelle I auf S. 231 ersichtlich. Die einzelnen Typen unterscheiden sich voneinander durch das Vorhandensein oder Fehlen von: Periderm, Metakutis, Metaderm, Schleimzellen, Parenchym, Kollenchym, Drüsenzotten, Sklerenchym. Manche von diesen, die Knospenschuppen charakterisierenden Merkmalen sind in vielen Fällen ihnen nicht allein eigentümlich, sondern es sind Merkmale, die wir in mehr oder weniger stark ausgeprägtem Maße auch bei den Laubblättern vorfinden. Dies gilt in erster Linie von den Drüsenzotten, die ja, wie wir schon sahen, gewöhnlich auch auf den Laubblättern, ja zuweilen sogar in größerer Anzahl auf den jungen, in der Knospe eingeschlossenen Laubblättern, als auf den Knospenschuppen derselben Species vorhanden sein können. Ferner sahen wir die für die Knospenschuppen der *Crataegus*-Species so charakteristischen Schleimzellen mit einseitig eingelagerten Schleimlamellen und mit diesen abwechselnden Zelluloselamellen auch in den Laubblättern, allerdings auf die Epidermen beschränkt, auftreten. Bei den Polygoneen sahen wir in gleicher Weise, wie bei den Knospenschuppen bei den nach der Vegetationsperiode stehenbleibenden Laubblattgründen starke Metadermisierung des Gewebes eintreten. In noch weitgehenderem Maße stimmen natürlich die kollenchymatischen und sklerenchymatischen, also die qualitativ nur wenig veränderten Knospenschuppen in anatomischer Beziehung mit denjenigen Teilen des Laubblattes, denen sie morphologisch entsprechen, überein.

Bezüglich der qualitativen Ausstattung der (äußeren) Knospenschuppen sei zuletzt noch einmal hervorgehoben, daß die Verteilung der mit Suberinlamellen versehenen Gewebe an Knospenschuppen gewöhnlich derart ist, daß um das Knospeninnere eine einfache oder mehrfache geschlossene Hülle verkorkter Zellen gebildet wird; ein besonders günstiger Abschluß kommt dann zustande, wenn der Randsaum der Knospenschuppen metakutisiert *(Syringa Liquidambar)* oder metadermisiert *(Evonymus)* ist und infolge der doppelten Krümmung der Schuppen fest gegen die nach innen zu folgenden Blätter gepreßt wird. Die an den Knospenschuppen vorkommende tote Metakutis bildet ein physiologisches Zwischenglied zwischen Kork und Metakutis. Häufig findet in der Nähe eines Periderms Metakutisierung des angrenzenden Gewebes statt, andererseits auch vor der Metakutisierung Kammerung der betreffenden Zellen durch parallele Scheidewände.

Bezüglich der quantitativen Ausbildung der Knospenschuppen und Laubblätter hatten wir schon oben erwähnt, daß diese eine bei beiden Organen umso übereinstimmendere ist, je näher sie an der Knospenachse zusammenstehen: die vorzüglich für die ältesten Schuppen und die Laubblätter gekennzeichnete Divergenz wird durch die Weiterentwicklung der Laubblätter noch verstärkt.

Die beiden folgenden Tabellen sollen noch einmal in vergleichender Übersicht zur Anschauung bringen, in welcher Weise einerseits die Entwicklung des Mesophylls bezüglich der durchschnittlichen Anzahl seiner Zellreihen, andererseits die Entwicklung der Tracheen in den Leitbündeln bei den äußersten und innersten

Tabelle II. Durchschnittliche Anzahl der Mesophyllzellschichten.

Species	Äußerste Schuppe	Innerste Schuppe	Junges Laubblatt aus der Knospe	Ausgewachsenes Laubblatt	
1. *Evonymus latifolius*	15—17	5	5	30 (M.n.)[1] 6 (Lam.)[2]	I. Gruppe
2. *Dictamnus albus*	9	10—11	10—11	10—11 (Lam.)	I. Gruppe
3. *Syringa Josikaea*	30	9—14	9—14	30—35 (M.n.) 8—9 (Lam.)	I. Gruppe
4. *Lonicera alpigena*	4 basal: 10—12	11	11—12	33 (Blttgd.)[3] 6 (Spreite)	I. Gruppe
5. *Fraxinus excelsior*	$>$ 20[4]	16	16	55—60	II. Gruppe
6. *Aesculus flava*	15 + 14 Korkzellen	17	20	45—50	II. Gruppe
7. *Viburnum dentatum*	12	9—10	9—12	12	II. Gruppe
8. *Crataegus Crus Galli*	15	5—9	5—9 (Spreite) 15 (Blttgd.)	25—30 (Blttgd.)	III. Gruppe
9. *Liquidambar styraciflua*	22—25	12—15	15—20	40—50	III. Gruppe
10. *Rhamnus cathartica*	8—10	8	8 (Nebenblatt) 11-13 (Blttgd.)	40	III. Gruppe

[1]) M.n. = Mittelnervregion. [2]) Lam. = Lamina. [3]) Blttgd. = Blattgrund.
[4]) $>$ = mehr als, $<$ = weniger als.

Tabelle III. Durchschnittliche Anzahl der Tracheen.

Species	Äußerste Schuppe	Innerste Schuppe	Junges Laubblatt aus der Knospe	Ausgewachsenes Laubblatt	
1. *Evonymus latifolius*	$>$ 15	15	8—10	x · 8	I. Gruppe
2. *Dictamnus albus*	8—10	7—9	6—7	x · 6	I. Gruppe
3. *Syringa Josikaea*	10—15	50	40	x · 10	I. Gruppe
4. *Lonicera alpigena*	—	10	9—12	x · 10	I. Gruppe
5. *Fraxinus excelsior*	$<$ 10 · 6	$<$ 20 · 6	$<$ 20 · 6	35 · 10	II. Gruppe
6. *Aesculus flava*	3—4	Stränge von 3—5 Tr.	Stränge von 3—5 Tr.	x · 10	II. Gruppe
7. *Viburnum dentatum*	50	20	25—30	x · 12	II. Gruppe
8. *Crataegus Crus Galli*	22	35	$<$ 22	200 (Blttgd.)	III. Gruppe
9. *Liquidambar styraciflua*	Stränge von 1—10 Tr.	Stränge von 1—3 Tr.	Stränge von 1—3 Tr.	16 · 7	III. Gruppe
10. *Rhamnus cathartica*	—	kleine Platten	x · 7	x · 15	III. Gruppe
11. *Prunus padus*	—	30	30	x · 12	III. Gruppe

x · 10 u. s w. bedeutet, daß in dem betreffenden Leitbündel die Tracheen in einer größeren Anzahl von Platten oder Strängen zu durchschnittlich je 10 Tracheen entwickelt sind.

Schuppen, sowie bei den jungen, ersten, in der Knospe eingeschlossenen und bei dem ausgewachsenen Laubblatte zur Ausbildung gelangen. Die Zahlen sind Mittelwerte und beziehen sich auf Querschnitte aus der mittleren Höhe des betreffenden Blattes, bezw. Blattabschnittes, soweit nicht besonders andere Angaben gemacht sind. Die Tracheenzahl bezieht sich sowohl bei den Schuppen, wie bei den Laubblättern auf die Verhältnisse des Leitbündels des Mittelnerven.

Aus Tabelle II geht mit großer Deutlichkeit hervor, daß die Anzahl der Mesophyllzellschichten, d. h. die quantitative Entwicklung des Mesophylls bei den innersten Schuppen und bei den äußersten Laubblättern der Winterknospen völlig übereinstimmt. Bei den äußeren Knospenschuppen aller, vorzüglich denjenigen der II. und III. morphologischen Gruppe findet eine stärkere Ausbildung des Mesophylls als bei den inneren Schuppen statt; bei *Evonymus* und *Syringa* entsprechen die äußersten Schuppen, wie auch aus den Zahlen hervorgeht, hauptsächlich der Mittelnervregion des Laubblattes, während diese Schuppen bei *Dictamnus* und *Lonicera* mehr dem übrigen weniger stark entwickelten Spreitenteile entsprechen. Bei *Crataegus* stimmt die Anzahl der Mesophyllzellschichten bei den innersten Schuppen mit denen der jungen Laubblattspreite überein, während die äußersten Schuppen, welche typische Blattgrundschuppen sind, in quantitativer Beziehung mit dem jungen Laubblattgrunde übereinstimmen. Die innersten, fast allein den Nebenblättern entsprechenden Knospenschuppen von *Rhamnus* zeigen auch in anatomischer Beziehung eine mit den Nebenblättern des ersten jungen Laubblattes völlig übereinstimmende quantitative Ausbildung; die äußersten Schuppen von *Rhamnus* haben nur eine sehr geringe Weiterentwicklung erfahren. Für die Weiterentwicklung des Laubblattes ist in fast allen Fällen charakteristisch eine starke Förderung des Mesophylls des Blattgrundes sowohl, wie auch der Mittelnervregion der Blattspreite.

Aus Tabelle III erkennt man in ähnlicher Weise eine fast bei allen Species deutliche Übereinstimmung der durchschnittlich zur Entwicklung gelangten Tracheenzahl, bei den innersten Schuppen einerseits und bei den ersten jungen Laubblättern andererseits. Übrigens verhält sich auch die Größe der einzelnen Tracheen auf dem Querschnitte in beiden Fällen gleich. Bei den nach außen zu folgenden Knospenschuppen sind die Leitbündel nicht nur in allen Fällen bezüglich ihrer Verzweigung, sondern in den meisten Fällen auch in ihrem anatomischen Aufbau stärker reduziert, als bei den inneren Schuppen. Nur *Viburnum dentatum* macht hiervon eine Ausnahme. Bei dieser Species sind die Tracheen in den äußersten fleischigen Schuppen in bedeutend größerer Anzahl entwickelt, als bei den inneren Schuppen. Die Reduktion der Leitbündel betrifft den Siebteil gewöhnlich in noch stärkerem Maße als den Tracheenteil; nur bei *Aesculus*-Arten sind in den Knospenschuppen zahlreiche weitlumige Siebröhren vorhanden. Bei der Weiterentwicklung der Laubblätter spielt die Weiterdifferenzierung der Leitbündel stets eine wesentliche Rolle.

Die flächenförmige Ausbildung der Knospenschuppen hat zuweilen eine, den Laubblättern gegenüber andersartige und kompliziertere Ausbildung des Leitbündelverlaufs zur Folge *(Viburnum, Fraxinus, Aesculus)*.

VIII. Namenverzeichnis der im Text besprochenen Pflanzen.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)

IX. Literaturübersicht.

1. Adlerz, E., Bidrag till Knopfjällens anatomi hos träd och buskartade växter. Diss. Stockholm 1881.
2. Arechoug,* Växtanat. undersökningar II. Om den ime byggnaden i de trädartade växtan. Knoppfjäll. Färedrag i Fysiegrafiska. 1871.
3. Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntnis der physiol. Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. Diss. Marburg 1908.
4. de Bary, A., Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
5. Behrens, J., Über einige ätherisches Öl secernierende Hautdrüsen. (Ber. d. d. bot. Ges. 4. 1886.)
6. Benjamin, L., Über intrapetiolare Knospenbildung. (Bot. Ztg. 1852.)
7. Bischoff, G. W., Lehrbuch der Botanik. (Allgem. Bot. Bd. I. 1834.)
8. Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume. 1897.
9. Cadura, R., Physiolog. Anatomie der Knospendecken dicotyler Laubbäume. Diss. Breslau 1886.
10. de Candolle, A. P., Vorlesungen über Botanik. Stuttgart 1828.
11. de Candolle, M. C., Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotyledones. Genève 1879. (Referat bot. Ztg. 1880. p. 308.)
12. Colomb, G., Recherches sur les stipules. (Ann. sc. 7. Sér. Bot. T. VI. 1887.)
13. Deinega, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. (Flora. 1898.)
14. Diels, L., Die Pflanzenwelt von Westaustralien. Leipzig 1906.
15. Dippel, L., Das Mikroskop. II. Teil. Braunschweig 1898.
16. Dostál, R., Die Korrelationsbeziehungen zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. (Ber. d. d. bot. Ges. 1909.)
17. Droit, L. G., Structure et fonctions de quelques organes de protection chez les végétaux. Thèse. Lille 1908.
18. Duchartre, Eléments de botanique. 12. Aufl. 1876.
19. Eichler, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Diss. Marburg 1861.
20. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig 1889.
21. Feist, Schutzeinrichtungen der Laubknospen. (Nova Acta, Bd. 51, 5, 1887.)

22. Frank, A. B., Anatom. Bedeutung und Entstehung der vegetabilischen Schleime. (Pringsh. Jahrb. V. 1865.)
23. Frank, A. B., Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868.
24. Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. (Bot. Ztg. 1880. p. 753 ff.)
25. — Entwicklungsgeschichte des Laubsprosses. (Schenks Handbuch. III. 1883. p. 243 ff.)
26. — Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
27. Goethe, Morphologie. (36. Band der Cottaschen Gesamtausg. von 1869.)
28. Glück, H., Biolog. und morpholog. Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. (I u. II. 1905, 1906.)
29. Groom Percy, On Bud protection in Dicotyledons. (Transactions of the Linnean Society of London. Bot. Bd. III. 1892.)
30. Grüß, J., Die Knospenschuppen der Koniferen und deren Anpassung an Standort und Klima. Diss. Berlin 1885.
31. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig 1909.
32. Hanstein, J., Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. (Bot. Ztg. 1868.)
33. — Beiträge zur Morphologie. 1882.
34. Hartig, R., Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin 1891.
35. Henry, A., Beiträge zur Kenntnis der Laubknospen. (Nov. Act. 1836.)
36. Henry, A., Knospenbilder. (Nova Acta. XXII. 1. 1846.)
37. Henslow, G., Modifications of leaves and stipules for special purposes. (London, J. R. Horst. Soc. 34. 1909.)
38. Heydrich, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Zwiebelgewächse. Diss. Halle 1890.
39. Hilburg, C., Bau und Funktion der Nebenblätter. Diss. 1878.
40. Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena 1884.
41. v. Höhnel, Anatom. Untersuchungen über einige Sekretionsorgane. (Sitzber. d. Wiener Akad. der Wiss. Bd. 86. 1881.)
42. Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.
43. Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.
44. Hunger, W., Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildung im Pflanzenreiche. Diss. Jena 1899.
45. Kostal,* Bedeutung der ersten Blattgebilde an den Achselknospen.
46. Kostal, Über Knospen. Prag 1907.
47. Kratzmann, E., Über den Bau und die vermutliche Funktion der „Zwischenwanddrüsen" von *Rhododendron hirsutum, intermedium* und *ferrugineum*. (Öst. bot. Ztschr. LX. 11.)
48. Krause, K., Über harzsezernierende Drüsen an den Nebenblättern von Rubiaceen. (Ber. d. d. bot. Ges. 27. 1909.)
49. Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. (Bibl. bot. 1903. Heft 59.)
50. Lubbock, Sir John, On Stipules, their Form and Function. (Journal of the Linnean Jociety London. Bot. XXVIII. 1891.)
51. Marcktanner-Turneretscher, G., Zur Kenntnis des anatomischen Baues unserer Loranthaceen. (Sitzber. der W. Akad. d. Wiss. 1885.)
52. Martinet, Organes de sécrétion. (Ann. sc. nat. Sér. 5. 1872.)

53. Massart, J., La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. Gand 1894.
54. Merklin, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. 1846.
55. Meyer, A., Über das Vorkommen von Krystallen in den Sekreten einiger Rhus-Arten. (Archiv der Pharm. Bd. 17. 1879.)
56. Meyer, A., Über *Aconitum Napellus* L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. (Archiv der Pharm. Bd. XIX. 1881.)
57. — Erstes mikroskop. Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907.
58. Mikosch, K., Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. (Sitzber. der K. Akad. d. Wiss. Bd. LXXIV. 1876.)
59. Moore, E.,* Winter buds, their growth and leaf content. (The study of winter buds with reference to their growth and leaf content. New York. Bull. Torrey. Bot. Cl. 36. 1909.)
60. Müller, H., Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monocotyledonen. Diss. Marburg 1906.
61. Mylius, G., Das Polyderm. Diss. Marburg 1912.
62. Nordhausen, M., Über die Wechselbeziehung zwischen Infloreszenzknospe u. Gestalt des Stützblattes bei einigen Weidenarten. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 28. 1910.)
63. Ohlert, Einige Bemerkungen über die Knospen unserer Bäume. (Linnaea. 1837.)
64. Pax, F., Monographie der Gattung *Acer*. (Englers Jahrb. VI. 1885.)
65. — Allgemeine Morphologie der Pflanzen. 1890.
66. Potter, M., The protection of the Buds in the Tropics. (Journ. Linn. Soc. Vol. XXVIII. London 1891.)
67. Prantl, K., Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbes. der Dicotyledonen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1883.)
68. Raciborski, M., Die Schutzeinrichtungen der Blütenknospen. (Flora. 1895. Ergänzungsband.)
69. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. (Denkschr. der Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 31. 1871.)
70. Regel, Über den Ursprung und Zweck der Stipeln. (Linnea. I. 2. 1843.)
71. Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen vorkommenden Sekretionsorgane. (Pringsh. Jahrb. X. 1876. p. 119.)
72. Reinsch, A., Über die anat. Verhältn. der *Hamamelidaceae* mit Rücksicht auf ihre systematische Gruppierung. (Englers bot. Jahrb. XI. 1890. p. 347.)
73. Rumpf, G., Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Diss. Marburg 1904.
74. Schaar, Die Reservestoffbehälter der Knospen von *Fraxinus*. (Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XCIX. 1890.)
75. Schacht, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie. 1854.
76. — Der Baum. 2. Aufl. Berlin 1860.
77. Schenk, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bern 1886.
78. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiol. Grundlage. 1898.
79. Schleiden, M. J., Grundzüge einer wissenschaftlichen Botanik. 1846.
80. Schlickum, A., Morphologischer und anatom. Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter. Diss. Marburg 1896.

81. Schneider, C. K., Dendrologische Winterstudien. Jena 1903.
82. Schumann, C. G. R., Anatom. Studien über die Knospenschuppen von Coniferen und dicotylen Holzgewächsen. (Bibl. bot. 1889. Heft 15.)
83. Seyot, P., Bourgeons de cérisiers. Paris. C. R. ass. franç. avanc. sci. 1907.
84. Solereder, Anatomie der Dicotyledonen.
85. Sprecher, A., Le *Gingko biloba*. Genève 1907.
86. Staby, L., Über den Verschluß der Blattnarben nach Abfall der Blätter. (Flora. 1886. p. 113 ff.)
87. Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.
88. Strasburger, Jost, Schenck, Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 11. Aufl. 1911.
89. v. Tavel, F., Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln. (Ber. d. d. bot. Ges. 1887.)
90. van Tieghem, Pl., Eléments de botanique. 1898.
91. Trécul, Mémoire sur la formation des feuilles. (Ann. sc. nat. T. XX. 1843.)
92. Treub, M., Jets over knopbedecking in de tropen. (Handlingen van het eerste Nederlandsch Natuur- en Geneeskunding Congreß, gehouden te Amsterdam. 1887.)
93. Tschirch, A., Die Harze und die Harzbehälter. Leipzig 1900.
94. Tunmann, O., Über die Sekret-Drüsen. Diss. Bern 1900.
95. Velenovsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905.
96. Volkens, G., Über Pflanzen mit lackierten Blättern. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 8. 1890.)
97. Walliczek, H., Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. (Pringsh. Jahrb. XXV. 1893.)
98. Wiesner, J., Elemente der Organographie. II. 1884.
99. — Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1898.
100. Willkomm, Deutschlands Laubhölzer im Winter. 1880.
101. Zörnig, H., Arzneidrogen. I. Teil. Leipzig 1909.

Die mit * versehenen Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

X. Erklärung der Figuren.

Fig. 1a: Kollenchymzelle aus dem Blattgrundmesophyll des äußersten Laubblattes der Knospe von *Pterocarya caucasica*. Vergr. 415.

Fig. 1b: Kollenchymzelle aus dem Blattgrundmesophyll eines innersten Laubblattes der sich entfaltenden Knospe von *Pterocarya caucasica*. Vergr. 415

Fig. 2a: Nervatur einer äußersten Schuppe von *Dictamnus albus*.

Fig. 2b: Nervatur eines jungen Laubblattes aus der Knospe von *Dictamnus albus*.

Fig. 3: Querschnitt durch das Periderm einer äußeren Knospenschuppe von *Dictamnus albus*. Vergr. 380.

Fig. 4: Querschnitt durch eine Schuppe des 3. Paares von *Lonicera alpigena* (metakutisierte Epidermen und obliteriertes Mesophyll). Vergr. 350.

Fig. 5a: Stück eines Siebteiles mit angrenzendem Sklerenchym bei einer äußeren Knospenschuppe von *Aesculus flava*; Siebplatte 19 μ Durchmesser. Vergr. 550.

Fig. 5b: Stück eines Siebteils des ausgewachsenen Laubblattgrundes von *Aesculus flava*; Siebplatte 11—12 μ Durchmesser. Vergr. 550.

Fig. 6a: Querschnitt durch das Hypoderm und die angrenzenden Schleimzellen einer äußeren Knospenschuppe von *Crataegus Crus Galli*. Vergr. 450.

Fig. 6b: Beginn der Kutisierung in den gemeinsamen Zellmembranen nach der ersten Teilung der Epidermiszellen von *Crataegus Crus Galli*. Vergr. 800.

Fig. 6c: Zwei Schleimzellen mit je zwei mit den Schleimlamellen abwechselnden Zelluloselamellen einer Schuppe von *Crataegus Crus Galli*. Vergr. 620.

Fig. 7a: Nervatur der äußersten Knospenschuppe von *Liquidambar styraciflua*.

Fig. 7b: Nervatur einer mittleren Schuppe von *Liquid. styraciflua*.

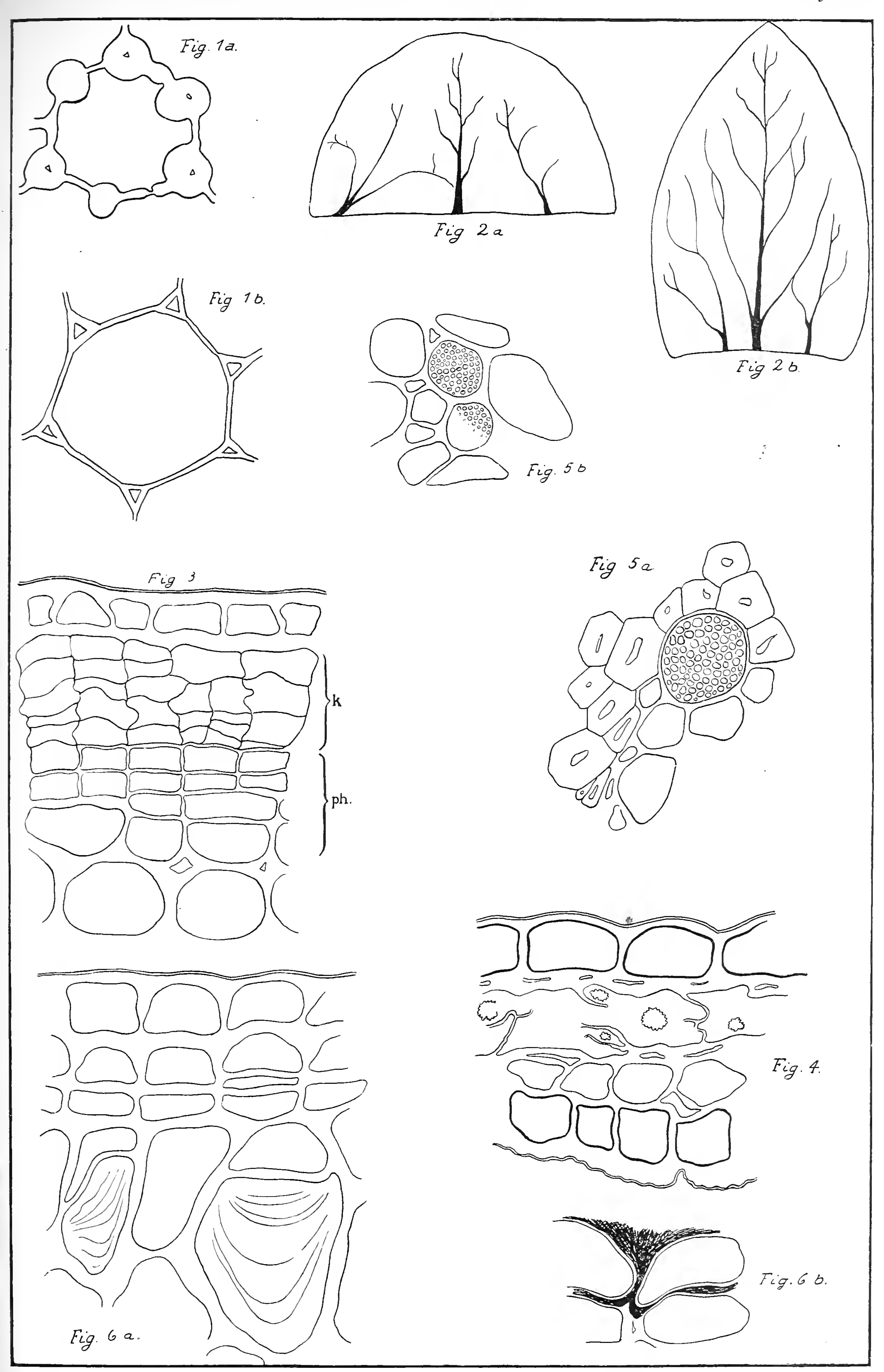
Fig. 7c: Nervatur der innersten Schuppe von *Liquid. styraciflua*.

Fig. 7d: Nervatur des Blattgrundes und eines Nebenblattes des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe von *Liquid. styraciflua*.

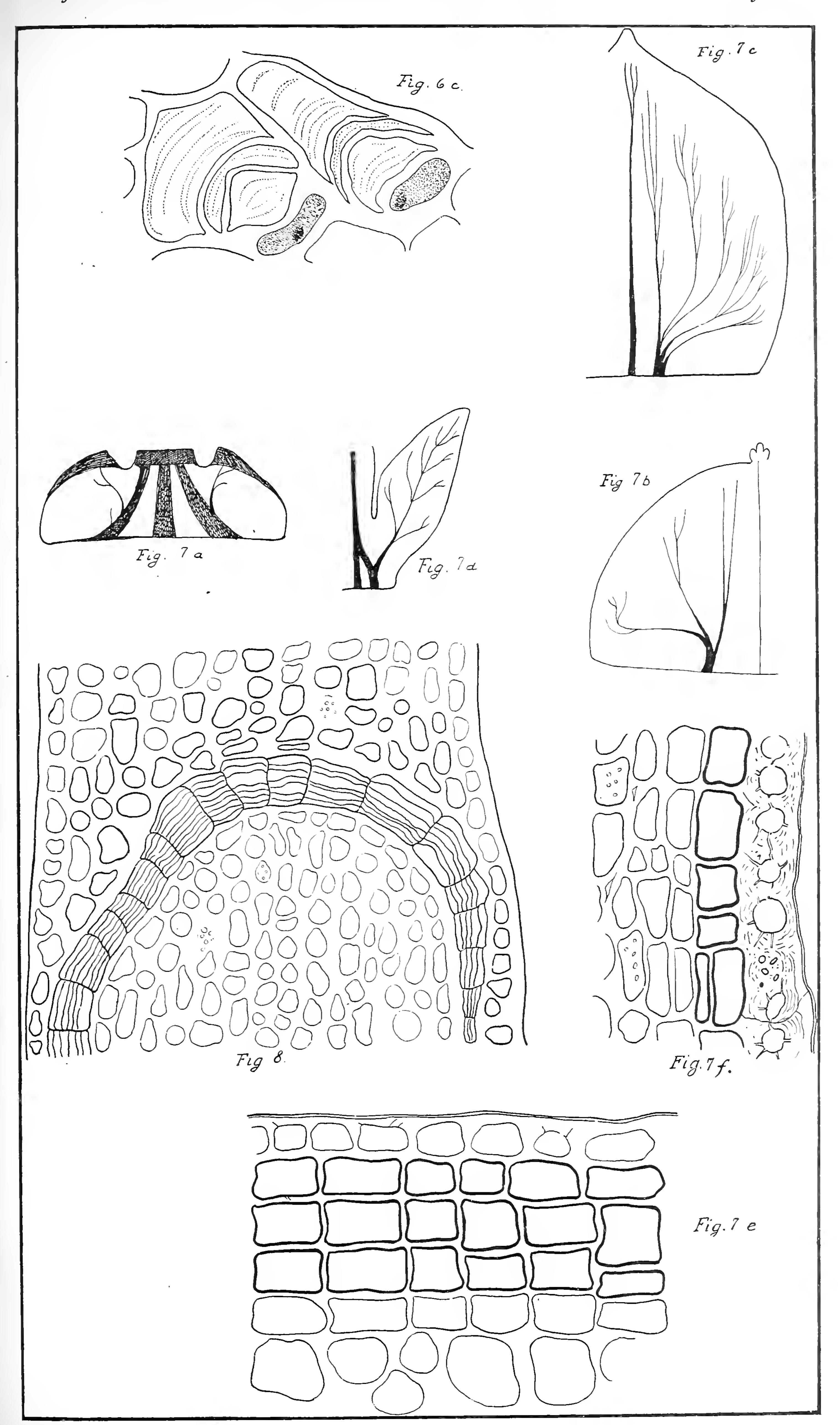
Fig. 7e: Querschnitt durch die Unterseite der äußersten Knospenschuppe von *Liquid. styraciflua*. Vergr. 430.

Fig. 7f: Querschnitt durch die Oberseite der äußersten Knospenschuppe von *Liquid. styraciflua*. Vergr. 430.

Fig. 8: Teil eines Längsschnittes durch eine äußere Knospenschuppe von *Prunus padus*. (Querperiderm und metakutisierte Zellen.) Vergr. 365.


Fig. 1a.
Fig 2 a
Fig 2 b.
Fig 1 b.
Fig. 5 b
Fig 3
Fig 5 a
k
ph.
Fig. 4.
Fig. 6 b.
Fig. 6 a.




Fig. 6 c.
Fig. 7 c
Fig 7 b
Fig. 7 a
Fig. 7 d
Fig 8.
Fig. 7 f.
Fig. 7 e



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1914
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 10. März 1914.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen.

Von

Ferdinand Dewers.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den verschiedensten Pflanzenorganen haben eine Reihe von Jahren hinter den betreffenden heliotropischen Untersuchungen an Exaktheit erheblich zurückgestanden. War es schon Rothert 1891—92 möglich gewesen, beispielsweise an Graskeimlingen sehr genau die Verteilung der heliotropischen Sensibilität festzustellen und auch wichtige Aufschlüsse über die Fortleitung des Lichtreizes zu geben, so war man in Bezug auf die Verteilung der geotropischen Sensibilität auf eine Reihe sehr unzuverlässiger Methoden angewiesen, die nur zu einer gewissen Wahrscheinlichkeit, nie aber zur Gewißheit führen konnten.[1] Im Prinzip lag dieser Mangel an der Unmöglichkeit, verschiedene Teile ein und desselben Organs in verschiedener, z. B. entgegengesetzter Richtung zu reizen. Erst die von Piccard 1904 ausgedachte Methode hat diese Schwierigkeiten wenigstens zum Teil behoben. Piccard hat Wurzeln auf einem Zentrifugalapparat mit sehr schneller Rotation so befestigt, daß sie einen Winkel von 45° mit der Achse bildeten; der Schnittpunkt der verlängert gedachten Achse mit der Wurzel zerlegt diese dann in 2 Teile, die von der Zentrifugalkraft in entgegengesetzter Richtung getroffen werden. Durch Verschieben der Wurzel in der Längsrichtung kann man diesen Schnittpunkt dem Wurzelende näher oder ferner legen und so erreichen, daß bald die apikale, bald die basale Partie der ca. 1 cm langen Wachstumszone einen größeren geotropischen Impuls

[1]) Literatur und kritische Würdigung bei Guttenberg.

erhält, dessen Intensität man für jeden Punkt der Wurzel leicht berechnen kann.

Man konnte sich von dieser Methode die Beantwortung folgender Fragen versprechen:

1. Ist eine kurze Spitzenzone allein geotropisch empfindlich, oder erstreckt sich die Empfindlichkeit weiter basalwärts?

2. Ist jede der beiden entgegengesetzt gereizten Zonen für sich allein und entsprechend dem auf sie einwirkenden Reize krümmungsfähig?

3. Findet eine einheitliche Krümmung statt durch Reizleitung und Reizkompensation?

Die ersten Untersuchungen mit Hilfe der Piccard'schen Methode wurden von Piccard selbst gemacht, und zwar an Keimwurzeln von *Vicia Faba*. Sie führten den Autor dazu, eine Reizleitung ganz zu leugnen. Jeder der beiden entgegengesetzt gereizten Teile der Wurzel sollte sich für sich gekrümmt haben.

Diese Resultate konnten aber einer gründlicheren Untersuchung nicht standhalten; vielmehr wies Haberlandt überzeugend nach, daß die Wurzel trotz entgegengesetzter Reizung von Spitze und Basis in allen Fällen einheitlich reagiert. Es seien im folgenden die beiden entgegengesetzt gereizten Teile der Wurzel mit Haberlandt als „Spitze" und „Körper" bezeichnet. Ragt nun die Wurzel nur 1 mm über die Rotationsachse hinaus, wird also nur eine 1 mm lange Spitze in entgegengesetztem Sinne zum Körper gereizt, so reagiert die Wurzel, als ob nur der Körper gereizt wäre. Läßt man die Wurzel hingegen 1,5 mm oder mehr über die Achse vorragen, so tritt eine Krümmung im Sinne der Spitze ein, d. h. die 1,5 mm lange Spitze zwingt den Körper, sich entgegengesetzt zum örtlich induzierten Reiz zu krümmen. Hierdurch ist eine Reizleitung von der Spitze zur Basis mit absoluter Sicherheit bewiesen. Nicht so sicher dagegen kann man im ersten Fall auf die Leitung des Reizes von der Basis zur Spitze schließen, weil Krümmungen an dem nur 1 mm langen und relativ dicken Spitzenstück naturgemäß nicht so leicht zu beobachten sind.

Haberlandt hat nun in Bezug auf die Verteilung der geotropischen Sensibilität aus seinen Versuchen den Schluß gezogen, die ganze wachstumsfähige Zone der Wurzel sei empfindlich, und zwar sei die Empfindlichkeit an der Spitze weitaus am größten und nehme sehr schnell nach der Basis hin ab. Diese Erklärung ist sicherlich die nächstliegende; es gibt aber, wie Jost gezeigt hat, noch eine Reihe anderer Erklärungsmöglichkeiten, die in keinem Widerspruch mit den Versuchsresultaten stehen. Vor allem kann man einer dieser Annahmen zum mindesten die gleiche Wahrscheinlichkeit zuschreiben wie der Haberlandt'schen. Es könnte nämlich das Transversalmeristem der Sitz maximaler Empfindlichkeit sein, und diese könnte von hier aus nach der Spitze und nach der Basis zu wieder abnehmen.

Die Piccard'sche Methode blieb in ihrer Anwendung nicht auf Wurzeln beschränkt. Fr. Darwin benutzte sie 1908, um die Lokalisation der geotropischen Perzeptionsfähigkeit in der Koleoptile

von *Sorghum* zu untersuchen und konnte zeigen, daß hier die Koleoptile, wenn sie entgegengesetzt wie das Internodium gereizt wird, immer für die Richtung der Gesamtkrümmung ausschlaggebend ist.

In ausgedehnterer Weise als von Darwin sind dann von Guttenberg die Keimlinge von Gräsern einer Untersuchung unterzogen worden, und zwar erstrecken sich diese Studien sowohl auf Poaeoideen (*Avena, Hordeum, Phalaris*) als auch auf einige Paniceen (*Setaria, Sorghum*). Als erstes Resultat tritt uns in der Arbeit Guttenbergs die Tatsache entgegen, daß die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den Keimsprossen der Gramineen verschieden ist. Bei den Poaeoideen und bei *Sorghum* nimmt die Sensibilität von der Spitze nach der Basis der Koleoptile allmählich ab, bei *Setaria* dagegen ist die ganze Koleoptile gleichmäßig empfindlich. Bei beiden Paniceen wurde das unmittelbar unter der Koleoptile gelegene Internodium, welches bekanntlich die geotropische Reaktion allein oder überwiegend ausführt, als geotropisch schwach oder gar nicht reizbar befunden. Dieses letztere Ergebnis würde wenigstens bei *Setaria* ein Analogon bilden zu den Ergebnissen Rotherts bei heliotropischer Reizung. Ein zweites Resultat Guttenbergs erblicke ich darin, daß er wenigstens in einzelnen Fällen eine einheitliche Krümmung des Keimsprosses vermißte und S-förmige Krümmungen erhielt. Und vielleicht das wichtigste Ergebnis ist, daß ihm gewisse Erfahrungen über den Ausgleich solcher S-Krümmungen zu der Schlußfolgerung einer Reizleitung von der Basis nach der Spitze führten.

Was mich veranlaßte, die von Haberlandt und Guttenberg behandelten Fragen nochmals experimentell durchzuarbeiten, war besonders das Problem der S-förmigen Krümmungen. Die Möglichkeit ihres Auftretens war durch Guttenberg bewiesen. Um so mehr mußte es auffallen, daß sie selbst bei den sehr gut reagierenden Graskeimlingen nur in so außerordentlich kleiner Anzahl zu konstatieren gewesen waren. Handelte es sich hier um einige abnorm reagierende Pflanzen, oder gehörte ein Bestreben der Pflanzenteile, zuerst nach Möglichkeit dem direkt auf sie einwirkenden Reiz zu folgen, in den natürlichen Gang der Reaktion?

Methodik.

Als Versuchspflanze für meine Untersuchungen an Keimwurzeln diente mir *Lupinus albus*, die sich durch sehr grades Wachstum und regelmäßige Keimung als sehr geeignet erwies. Von Gramineen-Keimlingen wählte ich besonders *Panicum miliaceum*. Das Wachstum der Koleoptile hält hier verhältnismäßig lange an, und demzufolge bricht auch das erste Laubblatt erst spät durch, wenigstens später als bei *Setaria italica*, die mir ebenfalls als Untersuchungsobjekt diente. Dazu kommt noch *Sorghum vulgare*, welches mir deswegen interessant erschien, weil Rothert hier auch im Internodium eine heliotropische Sensibilität feststellen

konnte. Aus der Gruppe der Poaeoideen wurde *Hordeum vulgare* gewählt. Von Dikotylenkeimlingen stellt *Helianthus annuus* das einzige Versuchsobjekt dar.

Das Ankeimen der Samen geschah wie gewöhnlich in feuchten Sägespänen nach vorhergehendem 24stündigen Einquellen in Wasser. Das weitere Wachstum verlief teils im Dunkeln (*Helianthus, Hordeum, Sorghum*), teils auf rotierendem Klinostaten im Licht. Dies letztere war bei *Panicum* und *Setaria* notwendig, um eine genügend lange Coleoptile zu erzielen, auch war eine Abstumpfung der störenden Lichtempfindlichkeit sehr erwünscht.

Der von mir in Anwendung gebrachte Piccard-Apparat ist derselbe, mit dem Jost seine Versuche an *Lupinus albus* machte (1912). Ich kann daher auf eine detaillierte Beschreibung verzichten und auf die genannte Arbeit verweisen. Einzelheiten über die Befestigung der Versuchspflanzen an den Rahmen werden jedesmal bei den einzelnen Versuchen angegeben werden.

Da es bei der Einstellung der Versuchspflanze in den Piccard-Apparat mit Hilfe des Horizontalmikroskopes nötig ist, dieselbe durch das Tageslicht oder eine künstliche Lichtquelle einseitig zu beleuchten, so ist die Gefahr vorhanden, störende und zu Irrtümern führende heliotropische Krümmungen hervorzurufen. Hierzu möchte ich folgendes bemerken: Die Zeitdauer, welche zur Einstellung nötig ist, beträgt nur etwa 3 Minuten. Bei Wurzeln führt eine so geringe Expositionsdauer von noch dazu nicht sehr starkem Licht wohl kaum zu einer heliotropischen Krümmung, die das Resultat beeinflussen könnte. Bei *Helianthus annuus* ist diese Gefahr sicherlich größer, wenn auch die heliotropische Präsentationszeit hier noch ziemlich groß ist. Ich half mir, indem ich die Versuchspflanzen vor dem Einstellen in den Apparat etwa 3 Minuten in entgegengesetztem Sinne heliotropisch reizte. Bei den sehr empfindlichen Graskeimlingen arbeitete ich ausschließlich im Dunkelzimmer und mit roter Lampe, welche, wie sich aus Vorversuchen ergab, keinerlei Krümmungen der Objekte herbeiführte. Auch zeigte das Spektroskop nur ein rotes Band.

Wenn man auf das Genaueste jede einzelne Phase der Krümmung untersuchen will, so ist es natürlich nicht angängig, bis zum Eintritt einer deutlichen Krümmung rotieren zu lassen, denn in diesem Falle ist die Pflanze doch, auch wenn man die Rotation, um nachzuschauen, hin und wieder unterbricht, größtenteils der Beobachtung entzogen. Auch sehe ich absolut keinen Grund, eine derart lange Rotationszeit in Anwendung zu bringen. Ich ließ die Pflanzen nur so lange rotieren, daß sich auf dem Klinostaten später deutliche Krümmungen einstellten. Daß die Rotationsdauer bei den verschiedenen Pflanzen und Versuchsanstellungen verschieden groß gewählt werden mußte, ist leicht erklärlich. Da ich keinen Wert auf Präsentationszeitbestimmungen legte, so sind die von mir in Anwendung gebrachten Rotationszeiten immer wohl um ein Bedeutendes länger als die Präsentationszeiten, immerhin wurde nur in verhältnismäßig seltenen Fällen bis zur eintretenden Reaktion geschleudert und nur dann, wenn ich mich überzeugt hatte, daß

diese Reaktion die erste war, das Übersehen irgend einer Reaktion im Rotationsapparat sich also außerhalb des Bereichs der Möglichkeit befand.

Nach der Rotation kamen die Pflanzen sofort auf den Klinostaten. Derselbe trug an der Achse eine runde Korkplatte von 15 cm Durchmesser und 2,2 cm Dicke. In die Korkplatte waren 10 Löcher gebohrt, die zur Aufnahme von dickwandigen Reagenzröhren dienten. Zur Aufrechterhaltung der nötigen Feuchtigkeit waren die Röhrchen in ihrem unteren Teile mit nassem Fließpapier ausgelegt. Als Verschluß der Röhrchen dienten Korkpfropfen, an die auch zugleich die Versuchspflanzen befestigt wurden und zwar entweder durch Einklemmen zwischen zwei vorstehende Korkleisten (*Lupinus*), oder durch Einklemmen zwischen die zu diesem Zweck in der Längsrichtung gänzlich halbierten Pfropfen. Um bei diesem letzteren Verfahren eine Verletzung der Keimlinge zu vermeiden, wurde in der Mitte des Pfropfens ebenfalls in der Längsrichtung eine zylindrische Aushöhlung angebracht, in der der Keimling durch nasse Baumwolle ohne schädlichen Druck festgehalten werden konnte. Der für die Reaktion in Betracht kommende Teil der Pflanze ragte, von außen gut sehbar, in die Röhrchen hinein.

Läßt man die Versuchspflanzen in der Art rotieren, daß die Rotationsachse horizontal steht, so ist, worauf schon Jost aufmerksam gemacht hat, die Schwerkraft nicht eliminiert, sondern sie vergrößert oder verkleinert in antagonistischen Lagen die Wirkung der Zentrifugalkraft. Ich will, da das prinzipiell Wichtige bei Jost ausführlich zu lesen ist, diese Verhältnisse kurz an einem praktischen Beispiel erläutern. Die Anzahl der Umdrehungen soll 11,5 in der Sekunde sein, dann ergibt sich für die einwirkenden Zentrifugalkräfte folgende Tabelle:

Entfernung von der Rotationsachse	Zentrifugalkräfte
1 mm	0,38 g
2 mm	0,76 g
3 mm	1,14 g
4 mm	1,52 g
5 mm	1,90 g

Betrachten wir nun die Art und Weise, wie sich Schwerkraft und Zentrifugalkraft in den verschiedenen Positionen kombinieren, und greifen wir als besonders charakteristisch die Stellungen heraus, bei denen sich die Pflanze in der Vertikalebene befindet, so ergibt sich in beiden Lagen, die hier möglich sind, eine ungleiche geotropische Reizung. Die beiden Zeichnungen Fig. 1 und 2, in welche die Zahlenwerte eingetragen sind, werden dies am besten erläutern. In Figur 1 ist die Pflanze, sagen wir eine Wurzel von *Lupinus albus,* so gestellt, daß die Spitze nach unten gerichtet ist. Ist die vorstehende Spitze 2 mm lang, so können wir kurz sagen, daß in dieser Position die Reizgröße zugunsten der Spitze verschoben ist. Der Punkt, in dem überhaupt keine Reizung stattfindet, liegt im

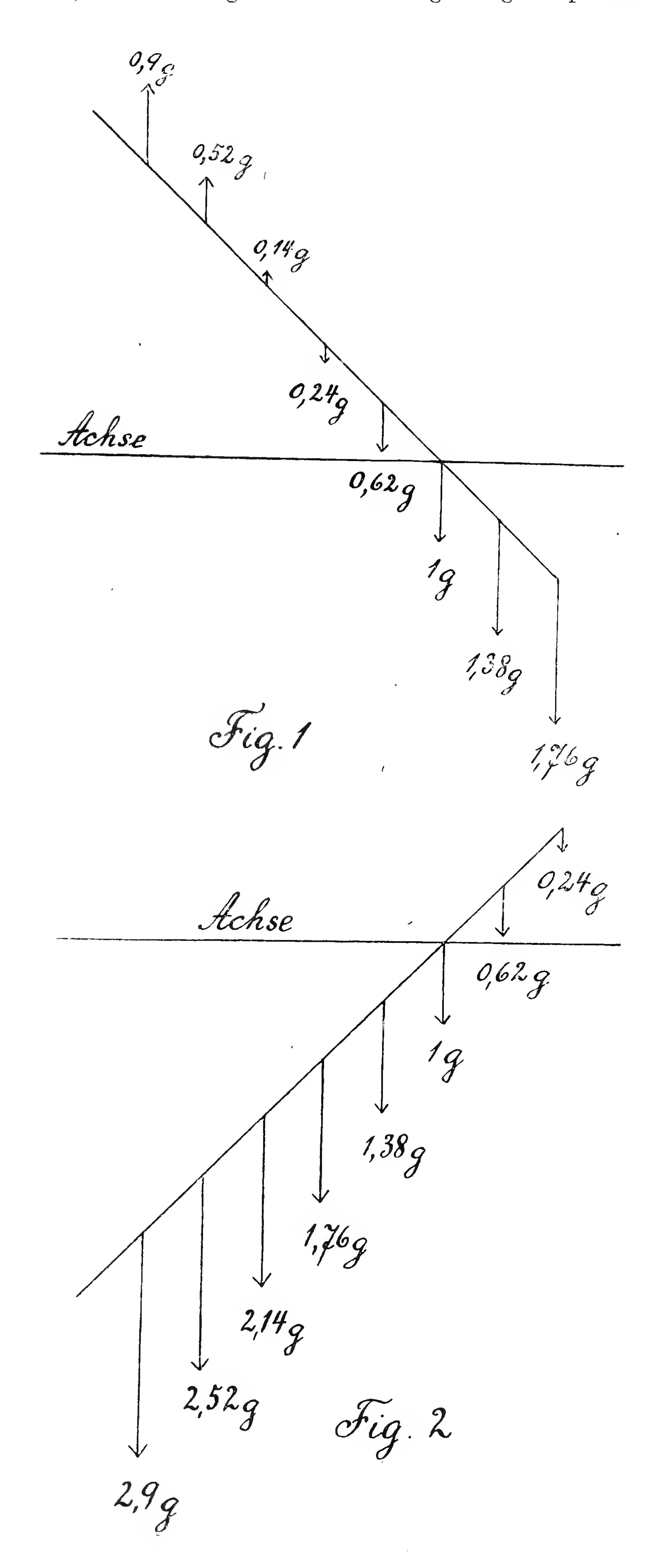

0,9 g
0,52 g
0,14 g
0,24 g
Achse
0,62 g
1 g
1,38 g
1,76 g
0,24 g
Achse
0,62 g
1 g
1,38 g
1,76 g
2,14 g
2,52 g
2,9 g

Fig. 1

Fig. 2

Körper in einer Entfernung von ca. 2,6 mm von der Rotationsachse. In der entgegengesetzten Figur 2 findet überhaupt nur eine gleichsinnige Reizung der ganzen Wurzel statt. Der völlig ungereizte Punkt der Wurzel würde hier in 2,6 mm Entfernung von der Achse auf der Spitze liegen; er fällt also im vorliegenden Beispiel außerhalb derselben. Es findet demnach im Laufe einer Umdrehung eine Verschiebung des ungereizten Punktes der Wurzel, den ich der Kürze halber als Nullpunkt bezeichnen will, von über 5 mm statt, ein Betrag, der fast der Länge der Wachstumszone gleichkommt.

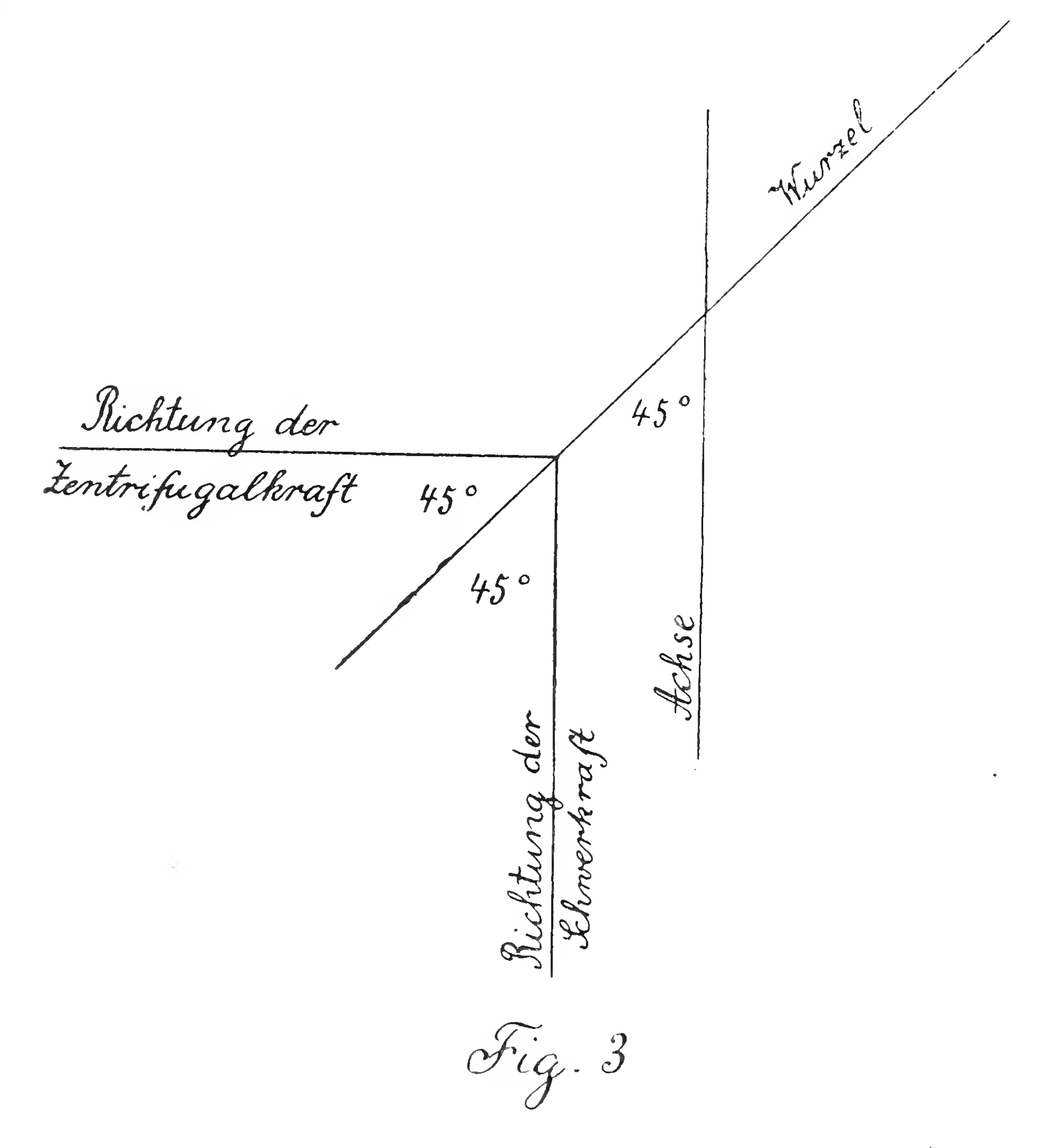


Fig. 3

Berechnet man in den beiden Positionen für jeden Punkt der Wurzel das arithmetische Mittel aus den in Betracht kommenden Reizgrößen (natürlich mit Berücksichtigung der Reizrichtung), so zeigt sich, daß die Schwerkraftwirkungen in den beiden antagonistischen Lagen sich völlig aufheben und die Wirkung der Zentrifugalkräfte übrigbleibt. Man kann also rechnerisch die Einwirkung der Schwerkraft, da sie sich in zwei entgegengesetzten Positionen immer entgegenarbeitet, unberücksichtigt lassen.

Anders verhält es sich aber, wenn man die Frage aufwirft, ob diese ungleichmäßige Art und Weise der Reizung nicht auf den

Verlauf der Krümmung, also der Reaktion, qualitativ oder quantitativ einen Einfluß ausübt, ob sie z. B. auf das Zustandekommen oder Nichtzustandekommen S-förmiger Krümmungen einwirkt. Diese Frage läßt sich nur auf experimentellem Wege entscheiden.

Um dieser Unsicherheit zu entgehen, versuchte ich eine modifizierte Art des Schleuderns. Die Modifikation bestand darin, daß die Rotationsachse nicht wie bei Haberlandt, Jost und Guttenberg horizontal, sondern vertikal gestellt wurde. In dieser Position wirkt die Schwerkraft nicht mehr in stets wechselnder Richtung auf die Wurzel ein, oder mit anderen Worten, die Wurzel wendet dem Erdmittelpunkt nimmer dieselbe Flanke zu. Da die Wurzel, oder korrekter gesagt, die Längsachse der Wurzel mit der Rotationsachse einen konstanten Winkel von 45° bildet, so ist auch der Winkel, den die Richtung der Zentrifugalkraft mit der Wurzelachse bildet, konstant 45°. Daraus resultiert endlich, daß Zentrifugalkraftrichtung und Schwerkraftsrichtung einen konstanten Winkel von 90° einschließen, wie das aus der Figur 3 hervorgeht. Nach dem Satz vom Parallelogramm der Kräfte kann man für jeden Punkt der Wurzel aus Zentrifugalkraft und Schwerkraft eine Resultierende berechnen, die wie die Einzelkräfte selbst konstant ist. Die Richtung, in der die Resultierende auf die Wurzel einwirkt, wechselt natürlich von Punkt zu Punkt, da aber für die Intensität des Reizes nur die senkrecht auf die Wurzel wirkende Komponente in Betracht kommt, so kann die Richtung der Resultierenden außer acht gelassen werden. Man hat also den Wert der Resultierenden in Gramm nur mit dem Sinus des Winkels zu multiplizieren, den die Resultierende mit der Längsachse der Wurzel bildet.

Praktisch verfährt man bei der Berechnung der Daten am besten folgendermaßen: Man berechnet zuerst für zwei beliebige Punkte den Rotationsradius r aus dem rechtwinkligen Dreieck MSP bezw. MS'P' (Fig. 4 u. 5) mit Hilfe des Sinus oder des Pythagoras. Aus der Formel $F = \frac{4{,}024 \cdot r}{\left(\frac{1}{n}\right)^2}$ wo F die Schleuderkraft und n die Zahl der Umdrehungen pro Sekunde bedeutet, erfolgt dann die Bestimmung der Schleuderkraft. Man rechnet nun am besten von beiden einwirkenden Kräften F und g sofort die auf der Wurzel senkrechten Komponenten F' und g' aus nach der Formel $F' = F \cdot \sin 45^0$ bezw. $g' = g \cdot \sin 45^0$. Diese beiden Komponenten F' und g' werden dann, je nachdem sie in gleicher Richtung oder entgegengesetzt wirken, addiert oder subtrahiert. Die Größe der Zentrifugalkraft und damit auch ihre senkrecht zur Wurzel wirkende Komponente F' ist proportional dem Rotationsradius r und damit auch der Entfernung des betreffenden Punktes von der Rotationsachse. Die Proportionalität wird durch das Addieren bezw. Subtrahieren von $\sin 45^0 = 0{,}70711$ nicht verändert. Man braucht also nur für zwei Punkte der Wurzel die senkrecht einwirkende Kraft in der angedeuteten Art zu berechnen. Alle übrigen Punkte ergeben sich dann leicht aus der erwähnten Proportionalität.

Zeichnet man in eine Figur (4 und 5) die senkrecht einwirkenden Gesamtkräfte für eine Reihe von Punkten graphisch ein, so daß also ein System von Loten auf der Wurzel resultiert, so kann man die Endpunkte dieser Lote durch eine grade Linie verbinden, welche die Wurzel schneidet. Diesen Schnittpunkt will ich wieder als Nullpunkt bezeichnen, da hier die geotropische Reizung der Wurzel den Wert 0 besitzt.

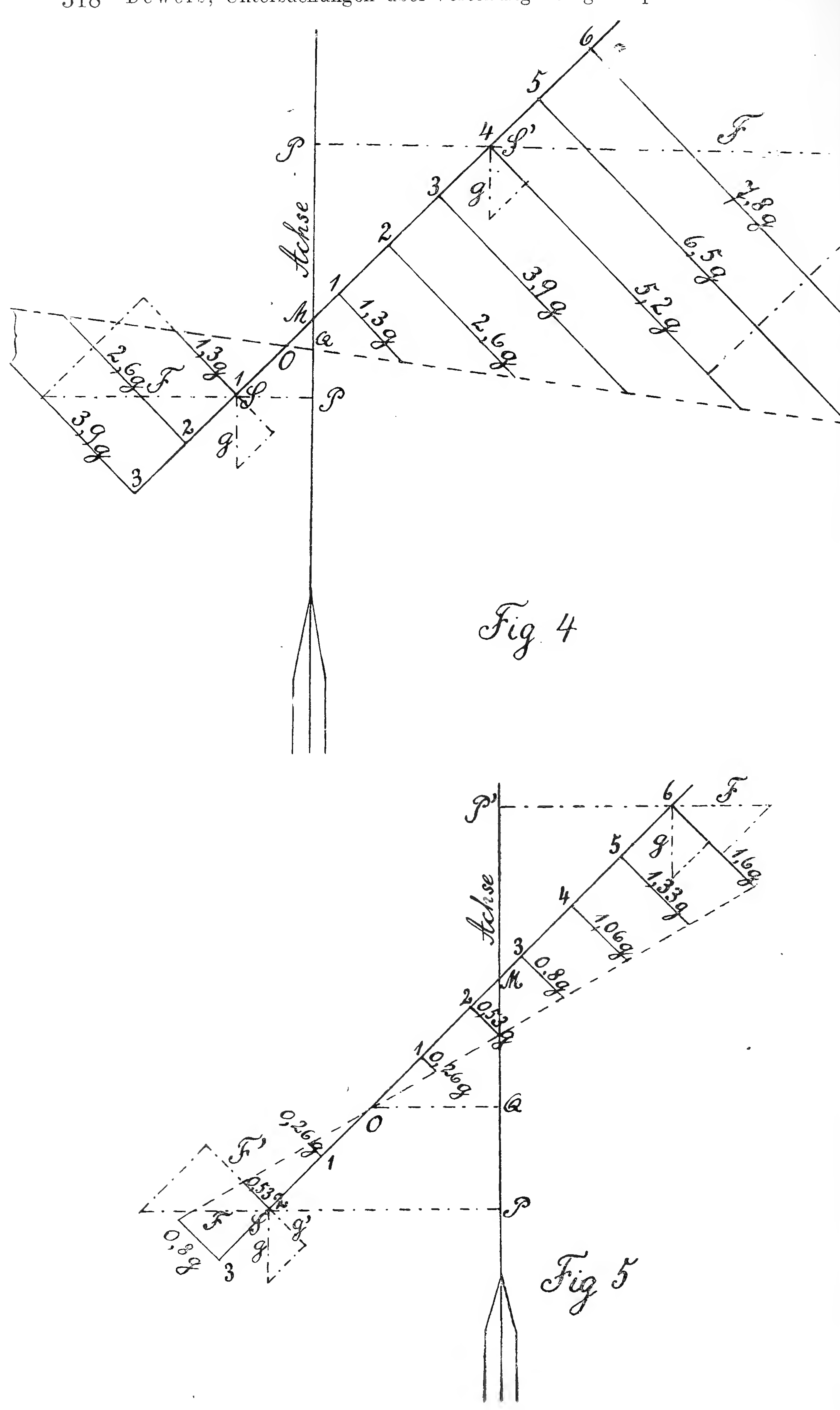
Die Lage des Nullpunktes bestimmt man am besten folgendermaßen: Von dem Gedanken ausgehend, daß im Nullpunkt die Resultierende aus Schwerkraft und Schleuderkraft in die Längsachse der Wurzel fallen muß, um eine senkrechte Komponente = 0 zu erzeugen, ergibt sich die Folgerung, daß die Schleuderkraft gleich der Schwerkraft sein muß, also gleich 1. Setzt man diesen Wert in die Formel $F = \frac{4{,}024 \,.\, r'}{\left(\frac{1}{n}\right)^2}$ ein, so können wir den Rotationsradius r' des Nullpunktes als einzige Unbekannte aus dieser Formel berechnen. Aus dem Dreieck M O Q (Fig. 4 und 5) ergibt sich, da $\sphericalangle$ M Q O ein Rechter ist und die beiden gleichen Schenkel M Q und Q O bekannt sind (gleich r'), nach dem Pythagoras leicht die Hypothenuse M O, d. h. die Entfernung des Nullpunktes von der Rotationsachse.

Diese Rotationsmethode hat vor derjenigen des Schleuderns mit horizontaler Achse vor allen Dingen die feste Lage des Nullpunktes voraus, oder was dasselbe bedeutet, die in jeder Lage absolut konstant bleibende Intensität der Reizung, die man in Tabelle I nebst der Lage des Nullpunktes bei zwei verschiedenen Umdrehungsgeschwindigkeiten für einige Punkte der Wurzel berechnet findet. Die beigefügten Figuren No. 4 und 5 zeigen diese Verhältnisse in graphischer Darstellung.

Tabelle I.

Zahl der Umdrehungen pro Sek.	Lage des Nullpunktes in mm Entfernung von der Achse auf der Wurzel gemessen	Intensität der Reizung in einigen Punkten der Wurzel						
		1	2	3	4	5	6	Punkte der Wurzel in mm Entfernung vom Nullpunkt
11,5	2,6	0,26	0,53	0,8	1,06	1,33	1,6	Reizintensität in g
25,4	0,545	1,3	2,6	3,9	5,2	6,5	7,8	

Die Nachteile dieser Methode beruhen auf der Abhängigkeit der Lage dieses Nullpunktes von der Größe der Zentrifugalkraft, in praxi also von der Zahl der Umdrehungen und dem Winkel, den die Wurzel mit der Rotationsachse bildet. Zur Fixierung des Nullpunktes ist also absolute Konstanz der Umdrehungsgeschwindigkeit und des Neigungswinkels erforderlich. Eine Schwankung dieser


Achse
P
P'
S
S'
M
Q
O
F
g
1,3 g
2,6 g
3,9 g
5,2 g
6,5 g
7,8 g
Fig 4
0,26 g
0,53 g
0,8 g
1,06 g
1,33 g
1,6 g
g'
Fig 5

beiden Faktoren hat eine Lagenänderung des Nullpunktes zur Folge, welche verschieden groß ist, je nachdem die beim Versuch einwirkende Schleuderkraft groß oder klein ist. Folgendes Zahlenbeispiel soll dies näher erläutern: Vermindert sich im Laufe des Versuchs die Rotationsgeschwindigkeit um eine Umdrehung pro Sekunde, nimmt sie also den Wert 10,5 bezw. 24,4 Umdrehungen pro Sekunde an, so beträgt der Abstand des Nullpunktes von der Achse 3,1 mm bezw. 0,59 mm. Im ersten Fall ist demnach der Nullpunkt um 0,5 mm, im zweiten um 0,05 mm gegen seine ursprüngliche Lage verschoben.

Eine ähnliche Wirkung auf die Lage des Nullpunktes hat eine Veränderung des Neigungswinkels der Wurzel gegen die Rotationsachse. Die diesbezüglichen Daten sind aus der folgenden Tabelle II[1]) zu ersehen.

Tabelle II.

Rotationsgeschwindigkeit nach Tourenzahl pro Sek.	Neigungswinkel in °	Entfernung d. Nullpunktes von der Achse in mm	Verschiebung d. Nullpunktes in mm
11,5	35	1,5	1,1
	40	2,2	0,4
	45	2,6	0
	50	3,1	0,5
	55	3,8	1,2
25,4	35	0,38	0,12
	40	0,46	0,04
	45	0,5	0
	50	0,6	0,1
	55	0,77	0,14

Die Fehlerquellen bei mangelhafter Einstellung und schwankender Rotationsgeschwindigkeit sind also besonders bei langsamer Rotation ziemlich erheblich, sie lassen sich jedoch bei einiger Sorgfalt soweit einschränken, daß die Methode auch da noch brauchbar ist. Die Einstellung einer absolut graden Lupinenwurzel in den Winkel von 45° ist bei geeigneter Konstruktion des Apparates sehr exakt auszuführen. Ich erreichte dies durch Visieren der Wurzel mit dem Rand des genau gearbeiteten, der Befestigung des Keimlings dienenden Rahmens. Die Rotationsgeschwindigkeit bestimmt man am besten bei jedem Versuch, oder doch möglichst häufig, mit Hilfe eines Tourenzählers. Man kann dann eine etwaige

[1]) Die Tabelle wurde nach der Formel $\operatorname{tg}\varphi = \frac{4{,}024 \, . \, r'}{\left(\frac{1}{n}\right)^2}$ und $x = \frac{r}{\sin\varphi}$

berechnet, wenn φ der Neigungswinkel der Wurzel zur Rotationsachse, r' der Rotationsradius des Nullpunktes, und x der Abstand des Nullpunktes von der Achse, auf der Wurzel gemessen, ist. Die erste Formel beruht auf der Überlegung, daß die senkrecht einwirkende Gesamtkraft dann gleich 0 wird, wenn die Zentrifugalkraft gleich $\operatorname{tg}\varphi$ wird. (Fig. 6.)

Schwankung leicht in Rechnung ziehen. Jedenfalls ist eine Zu- und Abnahme der Geschwindigkeit um eine ganze Umdrehung in der Sekunde viel zu hoch gegriffen. Eine Schwankung von einer halben Umdrehung pro Sekunde ist das äußerste, was ich nachweisen konnte.

Die Einstellung der Wurzel geschah in horizontaler Stellung der Rotationsachse mit Hilfe des Horizontalmikroskops, genau in der Art, wie es Jost beschreibt. Nach der Einstellung wurde der ganze Apparat umgelegt, so daß jetzt die Rotationsachse senkrecht stand. Um dieses Umlegen rasch und sicher ausführen zu können, befand sich der Rotationsapparat auf einem soliden Eichenbrett, gegen das ein zweites ebensolches unter rechtem Winkel angefügt

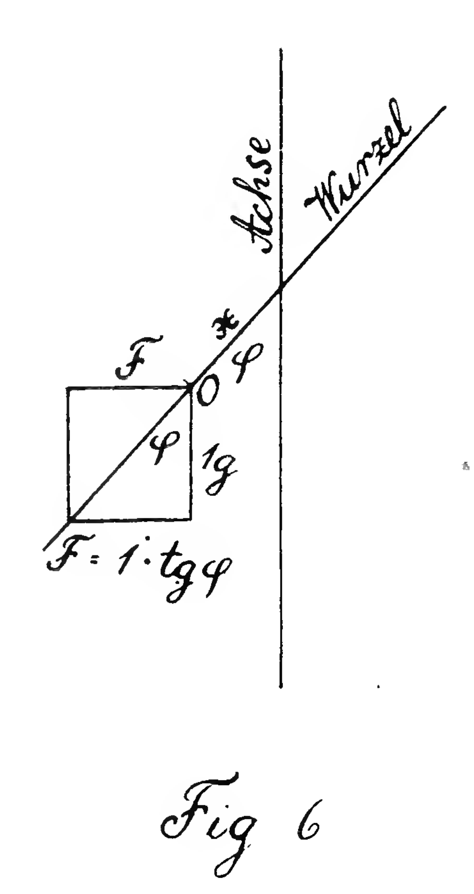


Fig 6

war. Die stabile Verbindung beider Bretter war durch Eisenbügel gesichert. Dieser ganze bisher beschriebene Teil des Apparates war mit Scharnieren auf einer Eichenplatte befestigt, und um diese Scharniere erfolgte die Drehung um 90° vor Beginn der Rotation. Im übrigen war durch eine sehr feste Verbindung des ganzen Komplexes mit einem in die Wand eingelassenen Steintisch eine Verschiebung irgend eines Teils des Apparates ausgeschlossén. Die ganze Operation von der Einstellung der Wurzel bis zum Beginn der Rotation nahm höchstens eine Minute in Anspruch.

Eigene Versuche.

1. Wurzeln von *Lupinus albus*.

Zu meinen Versuchen an Keimwurzeln benutzte ich ausschließlich *Lupinus albus*, sowie die im vorhergehenden ausführlich beschriebene Rotationsmethode mit vertikaler Achse. Es wurden

Tabelle III.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Temp. in °	Bemerkungen
1	2,5	10	90	Spitze	18	
2	"	"	75	Spitze		
3	"	"	90	Spitze	20	
4	"	"	60	Spitze	19	
5	"	"	55	Spitze		
6	"	"	40	Spitze		
7	"	"	60	Spitze	20	
8	"	"	40	Spitze		
9	"	"	90	Spitze?		
10	"	"	105	0		
11	"	"	90	Spitze		
12	"	"	120	unregelmäßig nutiert		
13	"	"	90	Körper	18½	Krümmung schwach
14	"	"	120	0		
15	"	"	120	0		
16	"	"	90	Spitze	17½	
17	"	"	75	Spitze	18	
18	"	"	50	Spitze		
19	"	"	105	unregelmäßig		
20	"	"	50	Körper		
21	"	"	80	Spitze	20	
22	"	"	120	0		
23	"	"	80	Spitze	17	
24	"	"	67	Spitze		
25	"	"	60	Spitze		
26	"	"	55	Spitze		
27	"	"	50	Spitze		
28	"	"	120	0		
29	"	"	70	Spitze	18	
30	"	"	120	Spitze		
31	"	"	60	Spitze		
32	"	"	120	0		
33	"	"	50	Spitze	18½	
34	"	"	120	0		
35	"	"	75	Spitze		
36	"	"	120	0	17	
37	"	"	70	Spitze		
38	"	"	75	Spitze		
39	"	"	45	Spitze	19	
40	"	"	110	Spitze		
41	"	"	45	Spitze		
42	"	"	45	Spitze	20	
43	"	"	105	Spitze		
44	2	15	120	0		
45	"	"	60	Körper		
46	"	"	75	Körper		
47	"	"	60	Körper		
48	"	"		Körper		
49	"	"	120	0		
50	"	"	50	Körper		

(Fortsetzung von Tabelle III.)

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Temp. in °	Bemerkungen
51	2	15	30	Körper		
52	"	"	120	0		
53	"	"	45	Körper		
54	"	"	120	Körper		Erst nach 2 Std. kontrolliert
55	"	"	120	0		
56	"	"	75	Körper		
57	"	"	120	Körper?		
58	"	"	60	Körper		
59	"	"	120	0		
60	1	10	60	Körper	17	
61	"	"	120	Spitze?		Stark nutiert mit Komponente nach Spitze
62	"	"	120	0		
63	"	"	40	Körper		
64	"	"	65	Körper		
65	"	"	50	Körper		
66	"	"	50	Körper		
67	"	"	60	Körper		
68	"	"	40	Körper	20	
69	"	"	120	0		
70	"	"	90	Körper		
71	"	"	90	Körper		
72	"	"	60	Körper		
73	"	"	60	Körper		
74	"	"	90	Körper		
75	"	"	90	Körper		
76	"	"	90	Körper?		Sehr schwach
77	"	"	120	0		
78	"	"	50	Körper		
79	"	"	60	Körper		
80	"	"	45	Körper		
81	"	"	60	Körper		
82	"	"	120	0	18	
83	"	"	120	Körper?		Nutiert
84	"	"	80	Körper		
85	"	"	60	Körper		
86	"	"	90	Körper		
87	"	"	60	Körper		
88	"	"	120	0		
89	"	"	120	0		
90	"	"	90	Körper		
91	"	"	50	Körper		

im ganzen drei verschiedene Rotationsgeschwindigkeiten in Anwendung gebracht, nämlich die beiden schon geschilderten von 11,5 und 25,4 Umdrehungen pro Sekunde und später eine solche von 37,5.

Die Befestigung der Wurzeln an dem Kork der Rahmen geschah vermittels der Kotyledonen durch zwei Stecknadeln und durch Gipsbrei. Um ein passives Abschleudern oder Abbiegen der Wurzeln aus der Lage zu vermeiden, wurden sie ca. 1 cm hinter der Spitze noch durch eine Korkbrücke gestützt. Die von Jost verwendete Glasplatte wurde aus den Rahmen fortgelassen, um jede Eventualität einer Kontaktkrümmung auszuschließen. Die ca. 1 cm lange äußerste Spitze der Wurzeln ragte also frei hervor. Die Gesamtlänge der verwendeten Wurzeln betrug ca. 2 cm, höchstens 3 cm.

Es war die Aufgabe der Untersuchungen, bei verschieden starken Schleuderkräften den Gleichgewichtspunkt zu bestimmen, das heißt den Punkt, den man auf den Nullpunkt einstellen muß, damit die Reizung in Spitze und Körper sich grad die Wage hält. Von den drei Versuchsreihen ist diejenige, bei der eine Geschwindigkeit von 25,4 Touren pro Sek. in Anwendung kam, die am besten durchgeführte (Tabelle III). In übersichtlicher Form findet man die Resultate noch einmal in Tabelle IV zusammengestellt.

Tabelle IV.

Länge der Spitze in mm	Art der Reaktion		Keine oder unregelmäßige Krümmung	Gesamtzahl d. geschleuderten Pflanzen
	Spitzenkrümmung	Körperkrümmung		
2,5	31	2	11	44
2		11	4	15
1	1?	25	6	32

Es geht aus den Versuchen ohne weiteres hervor, daß hier nicht wie bei Haberlandt der Gleichgewichtspunkt zwischen 1 und 1,5 mm vom Nullpunkt entfernt ist, sondern zwischen 2 und 2,5 mm. Ich komme weiter unten auf diese Differenz der Resultate zurück.

In bezug auf die Art des Krümmungsverlaufes ist jedoch gegenüber Haberlandt nichts neues zu berichten. Die Krümmungen waren in allen Fällen einheitlich. S-Krümmungen waren niemals mit genügender Sicherheit festzustellen.

Die mit Hilfe einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 11,5 Touren pro Sekunde gewonnenen Resultate sind aus der Tabelle V und in übersichtlicher Form aus der Tabelle VI ersichtlich.

Die Wurzeln führen hier bei 1 mm vorstehender Spitze noch überwiegend Spitzenkrümmungen aus. Erst wenn das vorstehende Wurzelende 0,5 mm lang ist, sind auch Körperkrümmungen zu beobachten.

Tabelle V. Versuchsreihe mit 11,5 Umdrehungen pro Sek.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	2,5	30	$2^1/_4$ Std.	0	
2	„	30	105 Min.	Spitze	
3	„	30	120 ,,	Spitze	
4	„	60	75 ,,	Spitze	
5	„	60	—	0	
6	„	30	—	0	
7	„	30	—	0	
8	„	30	120 Min.	Spitze	Krümmung sehr gering
9	„	60	sofort	Spitze	Krümmung gering u. zweifelh.
10	„	60		Spitze	
11	„	75		0	
12	„	60	90 Min.	Spitze	
13	„	75	90 ,,	Spitze	
14	„	75	60 ,,	Spitze	
15	„	60	120 ,,	0	
16	„	60	60 ,,	Spitze	
17	„	60	60 ,,	Spitze	
18	„	60	60 ,,	Spitze	
19	„	70	60 ,,	Spitze	
20	„	60	90 ,,	Spitze	
21	„	„		0	
22	„	„	60 ,,	Spitze	
23	„	„	120 ,,	0	
24	„	„	120 ,,	Spitze	
25	„	„	60 ,,	Spitze	[daher zweifelhaft
26	2	„	120 ,,	Spitze	Krümmung weit im Körper,
27	„	„	45 ,,	Spitze	Schon nach der Rotation et-
28	„	„	50 ,,	Spitze	[was gekrümmt
29	„	„	90 ,,	0	
30	„	„		nur nutiert	
31	„	„	3 Std.	0	
32	„	„	60 Min.	Spitze	
33	„	„	120 ,,	Spitze	
34	„	„	90 ,,	Spitze	
35	„	„	60 ,,	Spitze	
36	„	„	60 ,,	Spitze	
37	„	„	75 ,,	Spitze	[felhaft
38	„	„	60 ,,	Spitze	Krümmung schwach und zwei-
39	„	„		0	
40	„	„	120 ,,	0	
41	„	„	120 ,,	Spitze	
42	„	„	90 ,,	Spitze	Krümmung schwach
43	„	„	90 ,,	Spitze	
44	„	„	3 Std.	0	
45	„	„	$2^1/_2$ Std.	Spitze	Krümmung schwach.
46	„	„		0	
47	„	„	3 Std.	Spitze	
48	„	„		0	
49	„	„	30 Min.	Spitze	
50	„	„		Körper	
51	1,5	„	40 ,,	Spitze	gleich nach Rot. etw. gekrümmt
52	„	„	sofort	Spitze	gleich nach d. Schleudern schw.
53	„	„	,,	Spitze	nach Spitze, doch ging die Krüm-
54	„	„	,,	Spitze	mung im Klinost. nicht weiter
55	„	45	$2^1/_2$ Std.	Spitze	zweifelhafte Krümmung
56	„	„	45 Min.	Spitze	Spitzenkrümmg. tritt schon gleich
57	„	,,		0	[nach der Rot. schwach auf
58	„	,,		0	
59	„	60	60 Min.	Spitze	
60	„	,,	sofort	Spitze	
61	„	,,	,,	Spitze	
62	„	,,	,,	Spitze	

Fortsetzung von Tabelle V.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Rotation	Art der Reaktion	Bemerkungen
63	1,5	45	90 Min.	Spitze	Krümmung schwach
64	„	45	120 „	0	
65	„	60	90 „	Spitze	Krümmung schwach u. zweifelh.
66	„	„	90 „	Spitze	
67-70	„	„		0	
71	„	„	60 „	Spitze	schwach
72	„	„	60 „	Körper	schwach
73	„	„	90 „	Spitze	schwach
74	„	„	60 „	Spitze	schwach
75	„	„	3 Std.	0	
76	„	„	2 „	0	
77	„	„	4 „	0	
78	„	„	150 Min.	Spitze	
79	„	„	5 Std.	0	
80	„	„	3¾ Std.	0	
81	„	„	„	0	
82	1	30	40 Min.	Spitze	
83	„	60		0	
84	„	60	60 Min.	Spitze	schwach
85	„	60		nutiert	
86	„	60	60 Min.	Spitze	
87	„	60	60 „	Spitze	
88	„	60	90 „	Spitze	
89	„	30	60 „	Spitze	schon gleich nach d. Rot. etw. gekr.
90	„	60	sofort	Körper	schwach
91	„	60	„	Spitze	Krümm. geht a. d. Klin. nicht weiter
92	„	60	„	Spitze	nach 2 Std. im Klinost. wieder grad.
93	„	75	„	Spitze	schon nach Rotat. etwas gekrümmt
94	„	60	„	Spitze	schon nach Rotat. etwas gekrümmt
95	„	60	„	Spitze	
96	„	60	„	Spitze	
97	0,5	90	„	Spitze	
98	„	60	„	Körper	nach 1 Std. im Klinost. wieder grad.
99	„	60	20 Min.	Körper	schwach
100	„	60		0	
101	„	60	30 Min.	Spitze	nach 1 Std. im Klinost. wieder grad.
102 - 9	„	75-120		8 × 0	
110	„	120	110 Min.	Körper	
111	0	60	sofort	Körper	Krümmung sehr schwach, nach 1 Std. im Klinost. wieder grad.
112	„	„	„	Körper	
113	„	„	„	Körper	sehr gering und zweifelhaft
114	„	„		0	
115-17	„	45		3 × 0	
118	„	„	60 Min.	Körper	schwach
119-20	„	„		2 × 0	
121	„	60		0	
122	„	„	60 Min.	Körper	
123	„	„	45 „	Körper	
124	„	„	45 „	Körper	
125	„	„	60 „	Körper	
126	„	„	75 „	Körper	
127	„	„		0	
128	„	„		0	
129	„	75	60 „	Körper	
130	„	„		0	
131	0,5	60	60 „	Körper	erst nach 60 Min. kontrolliert
132	„	„	3 Std.	Körper	erst nach 3 Std. kontrolliert
133	„	„	sofort	Körper	
134	„	„	„	Körper	
135	„	„	„	Körper	
136	„	„		0	
137	„	45	35 Min.	Körper	
138	„	60	sofort	Körper	

Der Schluß, den man aus diesen Versuchen ziehen kann, wäre der, daß der Körper, also etwa die Hauptwachstumszone, bei geringerer Schleuderkraft weniger sensibel ist als bei größerer. In der Versuchsreihe mit 25,4 Umdrehungen pro Sek., wo in der Hauptwachstumszone (ca. 5 mm hinter der Spitze), beispielsweise bei 2 mm vorstehender Spitze, eine Kraft von 4 g wirkt, zeigt der Körper deutliche Sensibilität, die sich darin zu erkennen gibt, daß man die Spitze 2,5 mm lang wählen muß, um eine Krümmung in ihrem Sinne zu erhalten. Bei 11,5 Touren pro Sek. dagegen, wo die an der gleichen Stelle einwirkende Kraft nur ca. 0,8 g ist, zeigt sich der Körper für die Richtung der Krümmung wenig oder gar nicht ausschlaggebend, da schon eine 1 mm lange Spitze zur Hervorbringung einer Spitzenkrümmung genügt. Hier scheint also die Hauptwachstumszone schwächer oder gar nicht mehr sensibel zu sein. Diese Annahme, gemeinsam mit derjenigen einer Zunahme

Tabelle VI.

Länge der Spitze in mm	Art der Krümmung		Keine oder unregelmäßige Krümmung	Gesamtzahl der geschleuderten Pflanzen
	Spitzen-krümmung	Körper-krümmung		
2,5	17		8	25
2	16	1	8	25
1,5	17	1	13	31
1	12	1	2	15
0,5	2	3	9	14
0		10	10	20
— 0,5		7	1	8

der Sensibilität mit wachsender Schleuderkraft, würde die obenstehenden Ergebnisse am einfachsten erklären. Dazu wäre freilich noch nötig, vorauszusetzen, daß eine derartige Sensibilitätszunahme in der Spitze entweder überhaupt nicht oder in geringerem Grade aufträte. Wir würden es hier also mit einem Fall zu tun haben, wo das Reizmengengesetz Bachs keine Gültigkeit besitzt. Der Erfolg einer Reizung hängt nicht einfach von dem Produkt aus Reizgröße und Reizdauer ab, sondern die Reizgröße beeinflußt auch die Sensibilität.

Die Erfahrungen, die man an dekapitierten Wurzeln gemacht hat, stehen mit diesen Schlußfolgerungen in Einklang. Bekanntlich reagieren etwa $1^1/_2$ mm dekapitierte Wurzeln bei mehrtägigem Horizontalliegen nicht geotropisch, während sie bei höheren Schleuderkräften im Zentrifugalapparat gut und in verhältnismäßig kurzer Zeit reagieren. (Jost 1912.)

Diese Schlußfolgerungen aus unseren Versuchen haben zweifellos ein gewisses Interesse. Leider können sie aber nicht als völlig gesichert betrachtet werden, weil die in Tabelle V resümierten Versuche nicht so gut fundiert sind als die der Tabelle III. Vor allem bezieht sich die Unsicherheit auf die Versuchspflanzen No. 51—96 (Tab. V), bei denen die Spitze 1,5 bezw. 1 mm lang

war. Hier waren die Krümmungen meistens schon beim Herausnehmen aus dem Apparat nach einstündiger Rotation vorhanden und zeigten dann auf dem Klinostaten keine nennenswerte Intensitätszunahme. Es ist hier ein Feuchtigkeitsmangel nicht ganz ausgeschlossen; obwohl äußerliche Anzeichen dafür, wie Schlaffheit oder Verkürzung der Wurzel nicht zu bemerken waren. Also kann die Krümmung, die übrigens genau die Form einer geotropischen Krümmung hatte, nicht durch ein mechanisches Abbiegen der äußersten Spitze hervorgerufen sein.

Tabelle VII.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	2,8	10	90	Körper	
2	"	"	60	Körper	
3	"	"	120	Körper	
4	"	"	"	Körper	
5	"	"	"	Körper	
6	"	"	"	Spitze	
7	"	"	"	Spitze	
8	"	"	90	Spitze	
9	2,5	"	120	0	
10	"	"	"	Körper?	Krümmung sehr schwach u. zweifelhaft
11	"	"	90	Spitze?	zweifelhafte Krümmung
12	"	"	75	Spitze	sehr schwach
13	"	15	"	Spitze	
14	"	"	60	Spitze	
15	"	"	120	Spitze	
16	"	"	"	0	
17	"	"	"	0	im Klinostaten in der Hauptnutationsebene nutiert
18	"	"	"	0	
19	"	"	"	0	
20	2,2	10	"	Spitze?	Krümmung liegt reichlich weit hinten
21	"	"	165	0	
22	"	"	135	Spitze	
23	"	15	90	Spitze	
24	1,8	"	120	Körper	schwach
25	"	"	105	Körper	
26	"	"	75	Körper	
27	"	"	sofort	Spitze	sof. nach d. Rot. sehr schwache Krümmg.
28	"	"	—	Körper	

Die übrigen Wurzeln dieser Versuchsreihe wurden durch langsames Auftropfen von Wasser einwandfrei feucht gehalten. Es reagieren die Exemplare 26—50, bei denen die vorstehende Spitze 2 mm lang ist, schon nach Spitze, während die genau so weit vorstehenden Wurzeln 45—59 der Tabelle III noch Körperkrümmung zeigen. In den Versuchen, die mit 0,5 mm vorstehender Spitze gemacht wurden, sind die Resultate ganz zweifelhaft: Von 14 Wurzeln reagieren 2 nach Spitze, 3 nach Körper und 9 zeigen keinerlei Reaktion. Wodurch diese Unsicherheit und dieser Mangel

einer unzweideutigen Reaktion hervorgerufen wird, darüber können höchstens Vermutungen gemacht werden. Erhebliche Schwankungen in der Lage des Nullpunktes sind sicher nicht vorhanden; vielleicht spielt hier die Reizleitung eine Rolle, indem sie das Zustandekommen einer Krümmung bei annähernd gleichstarker Reizung der Spitze und des Körpers verhindert.

Auf Grund der geschilderten Ergebnisse hätte man erwarten können, daß bei einer noch höheren Rotationsgeschwindigkeit als 24,5 Touren pro Sek. der Gleichgewichtspunkt noch weiter nach der Wurzelbasis hin verschoben werden würde. Ich habe zu diesem Zweck eine dritte Geschwindigkeit von 37,5 Umdrehungen i. d. Sek. in Anwendung gebracht. Doch wurden meine Erwartungen nicht bestätigt, wie die Tabelle VII und die Übersichtstabelle VIII zeigen.

Tabelle VIII.

Länge der Spitze in mm	Art der Krümmung		Keine oder unregelmäßig gekrümmte Wurz.	Gesamtzahl der geschleuderten Pflanzen
	Spitzenkrümmung	Körperkrümmung		
2,8	3	5		8
2,5	6	5		11
2,2	3		1	4
1,8	1	4		5

Es sind die mit dieser großen Schleuderkraft gewonnenen Resultate, trotzdem hier ein Schwanken des Nullpunktes, welcher 0,25 mm von der Achse entfernt liegt, absolut ausgeschlossen ist, sehr unregelmäßig. Es läßt sich aber doch soviel erkennen, daß erst etwa bei 2 mm langer Spitze der Gleichgewichtspunkt liegen muß, was mit dem Resultat der ersten Versuchsreihe übereinstimmt.

Vielleicht liegt der schon Seite 323 im Anschluß an Tabelle III berührte Unterschied zwischen den Versuchsergebnissen Haberlandts und den meinigen an der geringeren Umdrehungsgeschwindigkeit, die Haberland in Anwendung brachte, sie betrug 18—20 Touren in der Sek. Auffallend ist jedenfalls, daß die einzige Wurzel, die bei Haberlandt bei 1,5 mm überstehender Spitze schon Spitzenkrümmung zeigte, mit der sehr geringen Geschwindigkeit von 5 Umdrehungen pro Sek. geschleudert worden war.

Da sich ein wesentlicher Unterschied zwischer der Rotation mit horizontaler und vertikaler Achse, besonders was den Verlauf der Krümmung anbelangt, nicht ergeben hat, so kehrte ich bei den jetzt folgenden Versuchen zu der erstgenannten Methode zurück, vor allen Dingen deshalb, weil sie entschieden leichter und schneller zu handhaben ist.

Helianthus annuus.

Waren an Keimwurzeln von *Lupinus albus* keine S-Krümmungen zu verzeichnen gewesen, so schien es bei weiteren Unter-

suchungen dieser Art ratsam, ein Objekt auszusuchen, welches eine möglichst lange Wachstumszone aufzuweisen hatte. Nach einigen Voruntersuchungen entschied ich mich für das Hypokotyl von *Helianthus annuus*. Die beigefügte Tabelle IX zeigt die Verteilung des Wachstums innerhalb von 24 Stunden, die in der üblichen Weise durch Tuschemarken bestimmt wurde.

Tabelle IX.

Pflanze No.	Länge der ursprünglich 2 mm langen Zone nach 24 Stdn.											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Zone No. 1	2,8	2,5	2,9	2,5	3	2.3	2.5	2.5	2.2	2,5	2,5	2.5
2	2,5	2,9	2.6	2.5	2.6	2.2	2.5	2,3	2.8	2.5	2.3	3
3	2,5	2,6	3,5	3	2.8	2.9	2,3	3.2	3.2	2.8	3	3
4	2,5	2.9	3	3.4	2.8	2,9	2	3	3,5	3.5	3,2	2.8
5	2,8	3	2,8	2.5	2.8	2.6	2	2,8	3	2,8	3	3
6	2,5	2.5	2.6	2.5	2.5	2.6	2	2,5	2,6	2.2	2,8	2.6
7	2	2,2	2.2	2.5	2.2	2.3	2	2.2	2,2	2	2.3	2
8	2	2,2	2	2 +	2	2	2	2,2	2,2	2	2	2
9	2	2	2	2	2	2	2	2	2		2	2
Gesamtlänge d. Hypokotyls vor dem Versuch in mm	26	17	19	25	20	18	18	20	25	16	18	18

Es geht aus der Tabelle hervor, daß die Zone, in der noch ein makroskopisch erkennbares Wachstum stattfindet, bei Helianthushypokotylen ca. 14—16 mm lang ist. Innerhalb dieser Zone ist das Wachstum so verteilt, daß meistens, aber durchaus nicht immer, das etwa 4 mm lange, direkt unter den Kotyledonen gelegene und bekanntlich positiv geotropische Stück etwas weniger wächst, als die dann folgende etwa 4—6 mm lange maximale Wachstumszone. Im übrigen sind die Wachstumsdifferenzen in den einzelnen Teilen des Hypokotyls, abgesehen von den basalgelegenen, keine sehr großen, der Zuwachs ist also verhältnismäßig gleichmäßig verteilt. Bei einfachem Horizontallegen zeigten die Pflanzen unter den Verhältnissen, unter denen ich arbeitete, eine Reaktionszeit von ca. $1^1/_2$ Stunden bis zu einer für das Auge deutlich sichtbaren Krümmung.

Ich benutzte für diese Versuche wie für alle folgenden dieselbe Umdrehungsgeschwindigkeit von 25,4 Touren pro Sek. bei horizontal gestellter Rotationsachse. Die bei den Wurzeln fortgelassene Glasplatte an den Rahmen wurde beibehalten, um das ziemlich weit vorstehende Versuchsobjekt an einer Entfernung aus der Lage nach Möglichkeit zu hindern. Die Befestigung geschah in geeigneter Weise durch Korkstückchen und Stecknadeln. Die Wurzeln wurden der Hauptsache nach mit einem scharfen Messer abgeschnitten, eine Maßnahme, welche auf die Reaktionsfähigkeit der Pflanzen ohne merklichen Einfluß war. Um einen festen Anhaltspunkt für die Einstellung zu haben, brachte ich am Hypokotyl, und zwar unmittelbar hinter der positiv geotropischen Krümmung

des Spitzenstücks, eine Tuschemarke an. Das oberhalb dieser Markierung liegende Stück war im Mittel 4 mm lang. In den Angaben unter der Rubrik „Länge der Spitze" in der Tabelle No. X ist es nicht berücksichtigt.

Tabelle. X. *Helianthus annuus.*

No.	Länge der Spitze in mm	Länge der Pflanze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	6,6	20	60	60	Körper	} Krümmung zieml. weit unten
2	„	20	„	[120]	Körper	
3	„	ca. 20	„	60	S	Die S-Krümm. war nach 7 Std. noch da
4	„	„	„	60	Körper	
5	„	25	„	180	Körper	3teil. Krümmung
6	„	25	„	60	Körper	3teil. Krümmg. nach 4 Std. noch da
7	„	ca. 25	„	60	Körper	3teil. Krümmg. nach $4^1/_2$ Std. nur Flacherwerden der Krümmg.
8	„	„	„	60	Körper	3teilige Krümmung
9	12	35	„	60	S	nach 7 Std. kaum verändert, nach 9 Std. abgeflacht
10	9	25	„	120	S	Körperkrümmung vorherrschend, 6 Std. später noch nicht veränd.
11	9	30	„	60	S	
12	9	25	„	60	S	
13	12	33	„	60	S	nach 6 Std. nur gering abgeflacht
14	12	33	„	60	Körper	
15	15	36	„	60	S	nach 3 Std. abgefl., aber noch zu sehen
16	15	40	„	50	S	
17	12	35	„	60	Spitze	
18	8	25	„	60	S	nach 5 Std. nicht vermindert
19	12	36	„	60	S	
20	11	28	„	60	Körper	
21	11	28	„	60	S	
22	15	32	„	90	S	
23	9	25	„	60	Körper	
24	12	30	„	75	S	
25	11	25	„	60	S	
26	14	30	90	sofort	S	
27	15	32	90	30	Spitze	
28	16	30	60	sofort	S	
29	13	30	„	90	Spitze	
30	15	28	„	60	S	Spitzenkrümmung überwiegt
31	16	42	„	60	S	
32	13	40	„	30	S	
33	13	40	„	60	S	Krümmung 3 Std. nach dem Schleudern zwar sehr vermindert, aber noch vorhanden

Die mit *Helianthus* erhaltenen Resultate sind aus der Tabelle zu ersehen. Am meisten fällt hier die große Zahl der mit „S" bezeichneten S-förmigen Krümmungen in die Augen; sie traten bei 20 von 33 Versuchspflanzen auf. Es ist danach als absolut sicher anzusehen, daß wenigstens bei *Helianthus* unter den vorliegenden Versuchsbedingungen die „S"-Krümmungen den normalen Reaktionsverlauf darstellen.

Doch noch einige andere Ergebnisse lassen sich aus der Tabelle herauslesen. Es ist (man vergleiche die Pflanzen No. 11 und No. 22) gleichgültig, ob man ein ca. 30 mm langes Hypokotyl 9 mm oder 15 mm vorstehen läßt; es kommt in beiden Fällen eine S-Krümmung zustande. Ähnliches zeigen fast alle übrigen Versuchspflanzen.

Einen interessanten Typus in der Reaktionsweise zeigen die Pflanzen No. 1, 2 und 4–8. Hier war offenbar das vorstehende Spitzenstück nicht groß genug, um eine selbständige Krümmung auszuführen, denn es liegt zwischen zwei Zonen, welche ein ihm entgegengesetztes Reaktionsbestreben haben. Diese beiden Zonen sind die äußerste Spitze des Hypokotyls, welche positiv geotropisch ist, und der Körper. Es ist klar, daß die äußerste Spitze, die in den Kulturen häufig aus unbekannten Gründen noch nicht nach

Fig. 7

Fig. 8

unten geneigt ist und der Körper bei entgegengesetzt gerichteter Reizung nach der gleichen Seite reagieren müssen. Tritt nun der Fall ein, daß die Mittelzone (Zone II in Fig. 7) zu kurz ist, so wird sie die angestrebte Krümmung nicht ausführen können. Es kommt dann am ganzen Hypokotyl zu einer Körperkrümmung, die aber häufig (siehe Fig. 8) nicht einfach und kontinuierlich ist, sondern in drei Teile zerfällt. Die Zone II hat zwar ihr eigenes Krümmungsbestreben nicht zu einer wirklichen Krümmung durchsetzen können, wohl aber zu einer Unterbrechung in der Kontinuität der Körperkrümmung.

Sehr auffallend und für die Beurteilung der Reizleitung wichtig ist ferner die außerordentliche Langsamkeit, mit der die S-förmigen Krümmungen auf dem Klinostaten ausgeglichen werden. Bei Pflanze No. 3 war die Krümmung 7 Stunden nach Ende des Versuchs noch wahrzunehmen. Ebenso verhielt sich Pflanze No. 9, die erst nach 9 Stunden eine merkliche Gradestreckung zeigte.

Bei No. 10 war die Krümmung nach 6 Stunden noch nicht zurückgegangen; das Gleiche gilt für No. 13 und No. 18. Am schnellsten trat eine weitgehende Abflachung der Krümmung bei No. 15 und 33 ein. Hier waren 3 Stunden, vom Ende des Versuches gerechnet, nötig, um sie bis auf geringe aber noch sichtbare Spuren zum Verschwinden zu bringen. Aus allen bisher geschilderten Tatsachen geht mit Deutlichkeit hervor, daß die Reizleitung bei *Helianthus annuus* zum mindesten als sehr langsam und geringfügig angenommen werden muß, wenn sie nicht überhaupt gänzlich fehlt.

Eine genaue Feststellung der Verteilung der Sensibilität im Hypokotyl von *Helianthus* mit Hilfe der Piccardschen Methode erscheint nach dem Gesagten als aussichtslos. Aus einer S-Krümmung ist nur dann etwas zu schließen, wenn am Klinostaten die Körperkrümmung die Spitzenkrümmung überwindet oder umgekehrt. Im ersteren Fall wäre dann eine Überlegenheit des Körpers über die Spitze zu konstatieren, im zweiten Fall das Gegenteil. Ein derartiges Verhalten habe ich aber nie beobachtet. Auch die Tatsache, daß das Längenverhältnis vom Körper zur Spitze zur Erlangung einer S-Krümmung in so weiten Grenzen schwanken darf, sowie die geringe Reizleitung, lassen die Piccardsche Methode für die Untersuchung der Empfindlichkeitsverteilung bei *Helianthus* wenig geeignet erscheinen.

Will man trotzdem über die Verteilung der Sensibilität im Hypokotyl von *Helianthus* Aufschluß gewinnen, so besteht die einzige Möglichkeit dazu in einem genauen Vergleich der Wachstumsintensität der einzelnen Zonen mit dem Krümmnngsverlauf nach einfachem Horizontallegen. Krümmt sich eine langsam wachsende Zone schneller als eine rasch wachsende, so kann man sie mit großer Wahrscheinlichkeit als die empfindlichere ansehen. Aus Vergleichen dieser Art ging jedoch nur hervor, daß sich die am schnellsten wachsenden Zonen auch zuerst krümmen. Unter diesen 4—5 Zonen à 2 mm eine Entscheidung zu treffen, ist mir nicht gelungen, obgleich ich eine der Tröndleschen ähnliche Methode benutzte, die darin bestand, daß ich das Bild der horizontal gelegten, mit 2 mm voneinander entfernten Tuschemarken versehenen Pflanze durch ein Prisma auf Papier projizierte. Ich war dadurch imstande, die Tuschemarken auf das genauste in ihren gegenseitigen Abständen aufzuzeichnen und zu kontrollieren.

Hordeum vulgare.

Ein dem Hypokotyl von *Helianthus* in mancher Hinsicht entgegengesetztes Verhalten zeigt die Coleoptile von *Hordeum vulgare*. Wir haben es hier vor allen Dingen mit einem Keimling zu tun, welcher in seiner ganzen Ausdehnung qualitativ in gleicher Weise sensibel ist und nicht wie *Helianthus* an der äußersten Spitze positiven, im übrigen negativen Geotropismus zeigt. Außerdem hat schon Guttenberg nachgewiesen, daß bei langer Rotationsdauer eine einheitliche Reaktion eintritt, die dann im Sinne der Spitze ausfällt, wenn das vorstehende Spitzenstück mindestens 4,5 mm

Tabelle XI. *Hordeum vulgare.*

No.	Länge des Keimlings in mm	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	35	4,5	25	50	S	Krümmung 2 Std. 20 Min. nach dem Schleudern gleichmäßig ausgeglichen.
2	37	4,5	25	50	S	Körperkrümmuug überwiegt. Spitzenkrümmung ist aber 1 Std, 20 Min. nach dem Schleudern noch zu sehen,
3	40	4,5	25	30	S	70 Min. nach dem Schleudern wieder grad. Am stärksten von allen gekrümmt.
4	25	3	25	30	Körper	
5	35	4,5	25	10	S	10 Min. nach dem Schleudern Beginn, $^1/_2$ Std. nach dem Schleudern Höhepunkt der starken S-Krümmung, nach 1 Std. 30 Min. wieder gleichmäßig ausgeglichen.
6	37	4	25	35	S	
7	22	4,5	25	25	S	
8	28	4,5	25	20	Körper	Nach 1 Std. 20 Min. wieder grad.
9	18	4	25	25	Spitze	
10	19	4	25	20	S	Beginn der S-Krümmung schon nach 10 Min. Nach $^1/_2$ Std. hat die Spitzenkrümmung die Körperkrümmg. überwunden. Letztere fast gänzl. verschwdn. Nach 2 Std. 10 Min. Pflanze ganz grad.
11	18	3,5	25	10	S	
12	20	3,5	20	60	Körper	
13	20	4	30	30	S	Spitzenkrümmung stark, Körperkrümmung schwach. Nach 1 Std. 20 Min. wieder grad.
14	18	4	25	30	S	Körperkrümmung tritt zuerst stark auf, Spitzenkrümmung legt sich erst 30 Min. später an.
15	18	4	25	15	S	
16	30	4	25	10	S	Körperkrümmung überwiegt. Spitzenkrümmung jedoch nicht ganz verdrängt. Nach 35 Min. stärkste S-Krümmung.
17	33	4	20	sofort	Spitze	
18	30	4	20	15	S	
19	30	4	20	sofort	S	Zuerst Spitzenkrümmung. Körperkrümmung tritt erst 1 Std. später hinzu.
20	36	4,5	20	60	S	
21	35	4,5	25	50	S	
22	32	4,5	25	30	S	
23	35	4,5	25	30	S	

lang ist. Das Vorhandensein einer ziemlich schnellen Reizleitung war damit erwiesen. Es war aber doch auffallend, daß trotz der recht langen Wachstumszone keine S-förmigen Krümmungen aufgetreten waren. Es mußte hier also eine noch viel schnellere Reizleitung existieren als in der Lupinuswurzel. Von dem Gedanken ausgehend, daß eine kürzere Rotationsdauer für die genauere Feststellung des Krümmungsverlaufes förderlich sein würde, ließ ich die Pflanzen nur 20—25 Minuten lang rotieren. Der Erfolg war, wie die Tabelle XI zeigt, ganz frappant: Von den 23 Versuchsobjekten gaben 18 eine S-Krümmung.

Daraus geht mit Evidenz hervor, daß ein prinzipieller Unterschied im geotropischen Verhalten zwischen Helianthushypokotylen und der Coleoptile von *Hordeum* nicht existiert. Bei beiden reagiert jeder Teil des Organs zuerst allein für sich auf den direkt auf ihn einwirkenden Reiz. Erst später erfolgt die Reaktion auf den zugeleiteten Reiz.

Interessant ist auch der Ausgleich der S-Krümmungen, der im Gegensatz zu *Helianthus* mit bemerkenswerter Schnelligkeit vor sich geht. Zwei Stunden nach Schluß der Rotation waren die Krümmungen längstens wieder ausgeglichen. Sehr instruktiv ist z. B. Pflanze No. 3, welche die stärkste beobachtete Krümmung aufzuweisen hatte. Sie zeigte 30 Minuten nach beendeter Rotation den Höhepunkt der Reaktion und war 40 Minuten später wieder vollkommen grad. Die sorgfältige Beobachtung des Verlaufs dieser Gradestreckung ergab eine ganz gleichmäßige Abflachung beider Krümmungen. Dies scheint mir nur durch die Annahme sowohl einer basipetalen als auch einer akropetalen Reizleitung erklärbar zu sein. Daß der Autotropismus hier nicht in Frage kommt, zeigt folgender Versuch. Ich exponierte 10 Hordeum-Keimlinge $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde lang durch Horizontallegen und brachte sie auf den Klinostaten, wo sie bald eine deutliche Nachkrümmung zeigten. Diese Krümmung war $4^1/_2$ Stunden nach ihrem Auftreten noch, obwohl etwas nach der Basis fortgeschritten, zu sehen, ja acht von diesen zehn Pflanzen waren sogar nach 16 Stunden noch nicht wieder grad.

Über den Verlauf der Reaktion sei noch folgendes bemerkt: Im allgemeinen treten beide Teile der S-Krümmung in der aus der Tabelle ersichtlichen Zeit gleichzeitig auf, doch habe ich auch zwei Fälle beobachtet, wo zuerst die eine Krümmung auftrat und die andere erst in ziemlich weitem zeitlichem Abstand folgte. Bei No. 14 trat 30 Minuten nach beendeter Rotation eine Krümmung des Körpers auf, der erst 30 Minuten später eine Spitzenkrümmung folgte. No. 19 zeigt den umgekehrten Fall, wie aus der Tabelle ersichtlich ist. Wie diese beiden Fälle sich in bezug auf Reizleitung erklären lassen, muß dahingestellt bleiben.

Recht instruktiv ist schließlich das Verhalten der Versuchspflanze No. 10. Hier trat nach verhältnismäßig kurzer Zeit (10 Minuten nach Rotation) eine S-Krümmung auf. 20 Minuten später hatte die Spitzenkrümmung sich derart auf Kosten der Körperkrümmung ausgebreitet, daß von der letzteren kaum noch Spuren vorhanden waren. 1 Std. 40 Min. später war die Pflanze

wieder grad. Betrachtet man im Anschluß hieran die Objekte 4, 8, 9, 12 und 17, die nur eine einheitliche Krümmung zeigten, so erscheint es sehr plausibel, daß das Verhalten der Pflanze No. 10 einen Übergang bildet zwischen S-förmiger und einheitlicher Krümmung.

Da bei den Guttenbergschen Versuchen mit *Avena sativa* sich S-Krümmungen mehrfach eingestellt hatten, so nahm ich an, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen *Avena* und *Hordeum* nicht existiere. Ich wandte mich deswegen der Untersuchung einiger Paniceen zu, die mir nach den sehr ausnahmereichen Resultaten Guttenbergs bei *Setaria italica* geboten erschien. Zur Untersuchung kamen, wie in der Einleitung bereits gesagt wurde, *Panicum miliaceum, Setaria italica* und *Sorghum vulgare.*

Panicum miliaceum.

Eine genaue Beschreibung der Keimpflanze von *Panicum* hat bereits Rothert in seinen Untersuchungen über Heliotropismus gegeben. Es sind besonders das langanhaltende Wachstum der Coleoptile und der späte Durchbruch des ersten Blattes, welche *Panicum miliaceum* zu einem verhältnismäßig günstigen Untersuchungsobjekt machen. Da die Keimlinge, wie schon im methodischen Teil bemerkt, am Licht auf rotierendem Klinostaten erzogen wurden, betrug die Länge der Coleoptile ca. 4—8 mm gegenüber einem Internodium von 10—20 mm im Durchschnitt.

Da Rotherts Versuche im Internodium von *Panicum miliaceum* keine heliotropische Sensibilität feststellen konnten, und Guttenberg für das Internodium der nahe verwandten *Setaria italica* auch eine Unempfindlichkeit für geotropische Reize konstatierte, so glaubte ich anfangs, daß sich *Panicum* ähnlich verhalten würde. Ich hatte also ursprünglich die Absicht, nur die Verteilung der Empfindlichkeit in der Coleoptile zu untersuchen.

Nach den Befunden Guttenbergs an *Setaria italica* mußte, wenn mehr als die Hälfte der Coleoptile vorstand, eine einheitliche Spitzenkrümmung erfolgen. Dies war aber durchaus nicht der Fall. Vielmehr traten in der Mehrzahl der Fälle Körperkrümmungen oder S-Krümmungen auf, und zwar lag bei den S-förmig gekrümmten Pflanzen die Körperkrümmung der Hauptsache nach im Internodium, die Spitzenkrümmung im äußersten Ende der Coleoptile. (Tabelle XII und Übersichtstabelle XIII.) Zur Erklärung dieser Tatsache mußte man entweder eine überlegene Sensibilität der Coleoptilenbasis gegenüber der Spitze annehmen oder dem Internodium eine ziemlich erhebliche Sensibilität zuschreiben. Das letztere ist nun tatsächlich der Fall, wie aus den Versuchen 57—73 hervorgeht. Es treten somit auch S-Krümmungen auf, wenn man die ganze Coleoptile vorstehen läßt, also entgegengesetzt zum Internodium reizt.

Einen weiteren Beweis für die Perzeptionsfähigkeit des Internodiums bieten dann noch die Dekapitationsversuche. Schneidet man nämlich die Coleoptile dicht unterhalb des Knotens ab und

Tabelle XII. *Panicum miliaceum.*

Laufende Nummer	Länge der Coleoptile in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	dasselbe in % der Coleopt.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	—	—	—	—	30	10	Körper	
2	4	—	2,5	62	30	sof.	„	
3	6	—	1,5	25	15	25	„	Die Körperkrümmung beginnt in der äußersten Spitze, trotzdem diese entgegengesetzt gereizt war
4	4,5	—	2,5	55	30		„	
5	5,5	—	1,5	27	20	30	„	Die Krümmung zuerst in der Koleoptile, nach 1 Stde. auch im Internodium.
6	5,5	—	1,5	27	15	45	„	Krümmung nur im Internodium.
7	5	—	1,5	30	15		0	Nicht gekrümmt.
8	5,5	—	1,5	27	30	sof.	S	Zuerst geringe Spitzenkrümmung (Asymetrie der äußersten Spitze), nach $^1/_2$ Std. Körperkrümmung im Epikotyl (Intern.). Die Asym. der Spitze noch nach $1^1/_2$ Stde. zu sehen.
9	4	—	1,5	37	30	sof.	Körper	
10	4	—	1,5	37	30	60	0	
11	4	—	1,5	37	30	sof.	Körper	Krümmung sofort in der äußersten Spitze nach Körper. Nach $^1/_2$ Std. ganze Col. gekrümmt, nach $1^1/_2$ Stde. nur noch das Internodium.
12	7	—	2,2	31	30	10	„	Nach 25 Minuten tritt eine ganz geringe Asymetrie der Spitze nach Sp. auf.
13	5	—	1,5	30	30		0	
14	7	—	3	43	30	sof.	Körper	Krümmung nur im Internodium.
15	7	—	3	43	30	sof.	S	Die Asymetrie der Spitze nach Sp. schwach.
16	6	—	3	50	45	sof.	Körper	Körperkrümmung nur im Internodium. Coleopt. grad.
17	4	—	1,5	37	30	sof.	„	Körperkrümmung beginnt ganz in der Spitze. Nach 1 Std. Körperkrümmung ins Internod. fortgeschritten.
18	4	—	2	50	30	sof.	„	Die ganze Coleoptile schwach nach Körper.
19	3,5	—	1,5	43	30	sof.	S	Nach der Rot. in der Col. ganz schwach nach Spitze, $^1/_2$ Std. später deutliche Körperkrümmung im Internodium.
20			2		30	sof.	Körper	Körperkrümmung sofort in der äußersten Spitze, nach 20 Min. schon im Internodium.
21		—					0	
22	4,5	—	1,3	30	30	10	Körper	Krümmung nur im Internod.
23							0	
24	4,5	—	2,5	55	20	sof.	Körper	Krümmung nur im Internodium.
25	4	—	2,25	56	30	sof.	S	Spitzenkrümmung schwach, Körperkrümmung $^1/_4$ Std. nach der Rotation sehr deutlich.

26	7	—	3	43	30	sof.	S	Zuerst, gleich n. d. Rot., schw. Körperkrümmg., n. $^1/_4$ Std. Körperkrg. sehr deutl. u. schw. Spitzenkrg.
27	6	—	2	33	30	sof.	Körper	Körperkrümmung beginnt i. ob. Teil der Coleoptile; Krümmung nach $^1/_4$ Std. nur noch i. Intern.
28	5,5	—	2,6	47	40	sof.	Körper	Körperkrümmung beginnt im oberen Teil der Coleoptile; 10 Min. später im Internodium.
29	4	—	1,5	27	30	sof.	Spitze	
30	4,5	—	2	44	30	10	Körper	Krümmung schwach, nur im Internodium.
31							0	
32								Ganz unregelmäßige Krümmung.
33	5	—	2	40	30	sof.	S	Körperkrümmung stark, Spitzenkrümmung schwach in der Coleoptile.
34	7	—	4,1	59	30	20	S	Körperkrümmung deutlicher als die Spitzenkrümmung.
35	5	—	2	40	30	30	0	
36	6	—	3	50	30	sof.	Körper	
37	5,7	—	3,3	58	20	50	Körper	Körperkrümmung sehr schwach.
38	6	—	3,8	63	20	10	Spitze	10 Min. nach dem Schleudern sehr schwache Spitzenkrümmung nur in der Coleoptile, nach 40 Min, ist die Spitzenkrümmung verschwunden; Körperkrümmung im Internodium.
39	6	—	3,8	63	20	15	Körper	Glatte Körperkrümmung nur im Internodium. Coleopt. ganz grad.
40	3,5	—	2	57	20	75	0	
41	5	9	3	60	20		S	Spitzenkrümmung nur im äußersten Ende der Coleopt. Körperkr. nur im Internod.
42	4,5	8	2,5	55	20	10	S	
43	6	12	1,5	25	30	sof.	Körper	Eine schon vor d. Schleudern bestehende schwache Asymetrie d. Spitze nach Spitze, blieb bestehen.
44	6	20	1,5	25	20	sof.	Körper	Wie bei 43.
45	6	12	3	50	30	72	Spitze	Krümmung sehr schwach.
46	5	10	3	60	30	60	Körper	Coleoptile ganz grad.
47	5	15	3,75	75	50	50	S	
48	6	15	4,5	75	60	sof.	S	$^1/_2$ Stde. nach der Rotation S-Krümmung besonders deutlich.
49	4,5	25	2,25	50	45	sof.	S	
50	5	3	3	60	45	sof.	S	
51	5	10	3,75	75	45	10	S	Zuerst Spitzenkrümmung, dann auch Krümmung nach Körper.
52							0	
53	4,5	8	4,5	100	30	sof.	Spitze	Spitzenkrümmung nur in der Coleoptile.
54	5,5	10	4,5	82	30	sof.	Spitze	Spitzenkrümmung nur in der Coleoptile.
55	4,9	8	3,2	65	30	10	S	
56							0	
57	6	15	6	100	30	15	S	Zuerst Spitzenkrümmung in der Coleoptile; nach ca. 3 Stdn. ist bei allen ein Fortschreiten der Spitzenkrümmung auf Kosten der Körperkrümmung ins Internodium zu verzeichnen.
58	7	13	7	100	30	15	S	
59	6,5	15	6,5	100	30	15	S	
60	6,5	15	6,5	100	30	15	S	

Laufende Nummer	Länge des Coleoptils in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	dasselbe in % der Coleopt.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
61	6,5	15	6,5	100	30	60	S	1 Stde. nach dem Schleudern beginnt das Fortschreiten der Spitzenkrümmung im Internod. auf Kosten der Körperkrümmung.
62	6	16	6	100	30	15	S	Spitzenkrümmung tritt zuerst auf.
63	5	14	5	100	30	—15	K. Sp.	Sofort nach dem Schleudern leichte Körperkrümmung nur im Internodium. 15 Min. später diese schon in eine Spitzenkrümmung umgeschlagen.
64	6	20	6	100	30	15	S	Nach 80 Min. beginnt die Spitzenkrümmung auf das Internodium überzugreifen.
65	6	15	6	100	30	sof.	Spitze	Krümmung zuerst nur in d. Coleoptile. Nach 45 Min. schon in d. vorher grade Internod. übergeg.
66	6	9	6	100	30	sof.	S	Nach 15 Min. S-Krümmung sehr deutlich. Nach 2 Std. } noch kein Fortschreiten d. Spitzenkrümmung in dem Internod.
67	5,5	10	5,5	100	30	20	S	Nach 15 Min. S-Krümmung sehr deutlich. Nach $1^1/_4$ Std. }
68	5	12	5	100	30	20	S	
69	5	13	5	100	30	15	S	Schon nach 50 Min. beginnt das Fortschreiten der Spitzenkrümmung ins Internodium.
70	5	12	5	100	30	75	S	Nach 4 Std. nur noch Spitzenkrümmung auch im Internodium.
71	6	16	6	100	30	sof.	S? Sp.	Körperkrümmung schwach u. zweifelhaft, Spitzenkrümmung stark, in 1 Std. auch im Intern.
72	7	2	7	100	30	sof.	unreg.	Unregelmäßige Krümmung.
73	6,5	18	6,5	100	30	15	S	
74	6	—	6	100	30	—	0	
75	6	8	9	—	30	15	Spitze	Spitzenkrümmung auch im oberen Teil des Internod. Nach 2 Std. hat die im unteren Teil des Internod. befindliche Körperkrümmung auch auf d. oberen Teil d. Intern. übergegr.
76	5,5	12	8,5	—	30	15	Spitze	Keine Körperkrümmung.
77	4,5	13	7,5	—	30	30	Spitze	Schwach.
78	4,5	13	7,5	—	30	sof.	Spitze	$^1/_4$ Std. nach dem Schleudern Krümmung sehr stark.
79	5,5	13	8,5	—	30	15	Spitze	Keine Körperkrümmung.
80	5,5	9	7,5	—	30	30	Spitze	Keine Körperkrümmung.
81	5,5	ca. 10	8,5	—	30	20	Spitze	Keine Körperkrümmung.
82	5,5	30	1,5	27	20	10	Körper	Coleoptile bleibt grad.
83	4,5	23	1,5	33	20	13	Körper	Spitze mit nach Körper gekrümmt.
84	6,5	22	1,8	28	20	10	Körper	Coleoptile bleibt grad.

legt das Internodium horizontal, so erfolgt innerhalb von 48 Stunden eine schwache Aufkrümmung, welche auf die vordersten 1—2 mm beschränkt bleibt. In einem Versuch reagierten von 20 ganz dekapitierten Internodien nach 48 Stunden 9 geotropisch, nach 60 Stunden trat noch eine hinzu, so daß die Hälfte geotropisch reagiert hatte. Es ist dabei hervorzuheben, daß es sich hier keinesfalls um eine traumatische Krümmung handelt, denn die Pflanzen, welche nicht reagierten, blieben ohne Ausnahme vollkommen grad, es fanden sich also neben den Krümmungen nach oben nie solche, die nach unten oder nach der Seite gerichtet waren.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt ferner das absolute Fehlen eines Regenerationsprozesses an der Schnittfläche. Man findet nur Bildung von etwas Wundkork. Auch gehen die so behandelten Pflanzen früher oder später zu Grunde.

Tabelle XIII.[1])

Vorstehende Spitze in Proz. der Coleopt.	Anzahl der geschleuderten Pflanzen	Körperkrümm. ohne Spitzenkrümm		S-förmige Krümmung	Spitzenkrümmung ohne Körperkrümmung	Nicht gekrümmt
		Nur im Internodium	Auch in d. Coleopt.			
20—30	12	6	2	1	1	2
30—40	9	2	4	—	1	2
40—50	11	4	2	4	1	—
50—60	10	4	—	5	—	1
60—70	4	2	—	2	—	—
70—80	3	—	—	3	—	—
80—90	1	—	—	—	1	—
100	19	—	—	14	3	2
über 150	7	—	—	—	7	—
Summa	76	18	8	29	14	7

Fragt man sich, weshalb bei nennenswerter Empfindlichkeit des Internodiums doch die Krümmungen so außerordentlich gering bleiben, so ergibt schon eine oberflächliche Betrachtung der dekapitierten Pflanze einen Anhaltspunkt für eine Vermutung. Die dekapitierten Pflanzen blieben nämlich hinter den unverletzten in eklatanter Weise im Wachstum zurück. Daß diese Wachstumsdepression die Pflanze an der Ausführung einer intensiven Krümmung hindern muß, wurde durch genaue Wachstumsmessungen sicher gestellt. (Tabelle XIV.)

Diese Messungen wurden so vorgenommen, daß ich die Pflanzen mit Hilfe von Korkstückchen und Stecknadeln an eine aufrechtstehende Korkschicht klemmte. Zwischen Pflanzen und Korkschicht befand sich ein Blatt Millimeterpapier, welches, um den Einfluß der Feuchtigkeit zu vermeiden, mit einer dünnen Schicht Paraffin überstrichen war. Auf dem Millimeterpapier konnte der Zuwachs direkt abgelesen werden.

[1]) No. 1, 20, 21, 23, 31, 32, 52, 56 der Tabelle XII mangels ausführlicher Daten oder regelmäßiger Krümmung nicht berücksichtigt.

Tabelle XIV.

Internod. No.	Gesamtzuwachs in mm nach			
	24 Std.	46 Std.	56 Std.	6 Tagen
1	0,5	0,6	0,6	1
2	0,6	0,8	0,8	0,8
3	0,3	0,4	0,4	0,4
4	0,2	0,2	0,2	0,2
5	0,4	0,4	0,4	0,4
6	0,2	0,2	0,3	0,3
7	0,8	0,8	0,8	0,8
8	0,5	0,6	0,6	0,6
9	0,2	0,3	0,3	0,3
10	0,3	0,3	0,5	0,5

Es geht aus der Tabelle hervor, daß der Hauptzuwachs, welcher, mit dem der intakten Pflanze verglichen, schon sehr gering ist, in den ersten 24 Stunden stattfindet. In den folgenden 24 Stunden ist die Hälfte der Versuchspflanzen schon gar nicht mehr, die andere Hälfte nur noch sehr wenig gewachsen. 10 Stunden später zeigen nur noch zwei Pflanzen einen Zuwachs, dann hört das Wachstum überhaupt auf.

Nach diesen Ergebnissen hat man sich die Verhältnisse an dekapitierten Internodien etwa folgendermaßen vorzustellen; Unmittelbar nach der Dekapitation ist die Sensibilität der Pflanze durch traumatische Einflüsse aufgehoben. Sie kehrt erst allmählich in voraussichtlich stark vermindertem Maße wieder zurück und zwar erst zu einer Zeit, wo das Wachstum völlig oder doch der Hauptsache nach sistiert ist. Dadurch ist die Geringfügigkeit der Krümmungen leicht erklärt. Daß tatsächlich die Dekapitation zu Anfang eine völlige und langdauernde Unterdrückung der Perzeptionsfähigkeit zur Folge hat, zeigte mir folgender Versuch: 36 dekapitierte Internodien wurden sofort nach der Dekapitation einer einheitlich wirkenden Zentrifugalkraft von 5—6 g ausgesetzt, und zwar dauerte die Rotation 8 Stunden. Zur Kontrolle fügte ich 4 Pflanzen hinzu, bei denen 1 mm der Coleoptile erhalten war und 4 ganz unversehrte Pflanzen. Nach 8 Stunden waren nur die unversehrten Pflanzen unter 90° gekrümmt; sowohl die ganz dekapitierten, als auch die bis auf 1 mm Coleoptilenlänge dekapitierten Pflanzen zeigten keine Spur einer Krümmung. Jetzt ließ ich die Pflanzen stehen, und zwar muß bemerkt werden, daß die jetzt einwirkende Schwerkraft mit der vorher einwirkenden Schleuderkraft einen Winkel von 90° bildete. 24 Stunden nach Beginn der Rotation im Zentrifugalapparat, also 16 Stunden nach Aufhören der Rotation, waren die ganz dekapitierten Pflanzen noch vollkommen grad, während die Pflanzen, bei denen ein 1 mm langes Stück der Coleoptile erhalten war, sich unter dem Einfluß der Schwerkraft schwach aufwärts gekrümmt hatten. Von einer Nachwirkung der Zentrifugalkraft war auch bei ihnen nichts zu bemerken. Nach 48 Stunden zeigten dann auch 15 der 36 ganz dekapitierten

Pflanzen eine geotropische Aufkrümmung. Die übrigen 21 blieben grad. Hieraus geht die Vernichtung der Sensibilität durch Dekapitation zum mindesten in den ersten 8 Stunden, sowie ihr allmähliches Wiederauftreten in der Folge deutlich hervor.

Es war nicht uninteressant, auch den Ursachen der starken Wachstumsdepression nachzugehen. Da konnte man zuerst die Vermutung hegen, daß die Wegnahme des Vegetationskegels als ausschlaggebend in Betracht käme, denn in anderen Fällen ist ja ein tonischer Einfluß des Vegetationskegels festgestellt. Hier ist aber von einem solchen nichts zu bemerken. Man kann durch einen schräg von unten geführten ringförmigen Schnitt die Coleoptile und das erste und eventuell das zweite Blatt gänzlich entfernen, ohne daß hierbei der Vegetationspunkt beschädigt wird. Die Wachstumszunahme derartiger Internodien ist aus der Tabelle XV zu entnehmen.

Tabelle XV.

Internod. No.	Gesamtzuwachs in mm nach			
	24 Std.	44 Std.	54 Std.	6 Tagen
1	0,2	0,2	0,2	0,5
2	0,4	0,7	0,7	0,7
3	0,5	0,8	0,8	0,8
4	0,7	0,9	0,9	0,9
5	0,4	0,5	0,5	0,5
6	0,7	0,7	0,7	0,7
7	0,5	0,5	0,5	0,5
8	0,4	0,5	0,6	0,6
9	0,2	0,5	0,5	0,5
10	0,5	0,5	0,5	0,5

Ein wesentlich schnelleres Wachstum der so präparierten Exemplare gegenüber den ganz dekapitierten ist demnach nicht zu verzeichnen. Da solche Exemplare, bei denen 1 mm der Coleoptile erhalten, der Vegetationskegel dagegen fortpräpariert ist, eine zwar sehr deutliche, aber doch nur auf die zwei obersten Millimeter beschränkte Krümmung ausführen, so wird die Wachstumsdepression aller Wahrscheinlichkeit nach eine Folge der Fortnahme der Coleoptile sein. Ergänzend sei noch erwähnt, daß sich bei fortgeschrittener Coleoptile und erhaltenem Vegetationskegel, die unverletzten Blattanlagen weiter entwickeln.

Geht aus den mitgeteilten Versuchen die Sensibilität des Internodiums mit Evidenz hervor, so läßt sich doch über ihre Verteilung im Internodium wenig Bestimmtes sagen. In den Versuchen 75—81, bei denen außer der Coleoptile noch 3 mm des Internodiums über die Rotationsachse vorragten, zeigte sich, abgesehen von der allein dastehenden Pflanze No. 75, keine Körperkrümmung mehr. Vielleicht ist demnach die Spitze des Internodiums empfindlicher als die Basis.

Selbstverständlich ist nach erwiesener Empfindlichkeit des Internodiums eine Untersuchung an der intakten Pflanze über die

Verteilung der Sensibilität in der Coleoptile unmöglich, da man auf dem Piccard-Apparat nicht die Coleoptile nach zwei verschiedenen Richtungen reizen kann, ohne auch gleichzeitig einen, die Basis der Coleoptile unterstützenden, Reiz auf das Internodium auszuüben. Piccardversuche mit abgeschnittener Coleoptile habe ich nicht ausgeführt.

Vergleicht man die Größe der Perzeptionsfähigkeit der Coleoptile mit der des Internodiums, so zeigt sich, daß die Coleoptile zweifellos der empfindlichere Teil ist. Dies geht schon daraus hervor, daß bei horizontal gelegten Pflanzen sich die Coleoptile, trotz ihres geringeren Wachstums immer zuerst krümmt, natürlich nur solange sie überhaupt noch wachstumfähig ist. In einem daraufhin angestellten Versuch krümmten sich von 18 Pflanzen 17 in der bezeichneten Weise, eine blieb aus unbekannten Gründen innerhalb der vierstündigen Beobachtungszeit grad.

Aber auch auf dem Piccard-Apparat zeigt sich diese Prävalenz der Coleoptile, in der Ausbreitung der Spitzenkrümmung auf Kosten der Krümmung im Körper. Es seien im Folgenden einige Fälle erörtert, bei denen Coleoptile und Internodium entgegengesetzt gereizt waren.

Bei Pflanze No. 61 trat das Zurückdrängen der Körperkrümmung durch die Spitzenkrümmung schon nach einer Stunde deutlich in die Erscheinung, bei No. 63, wo die Körperkrümmung überdies schwach war, schon 15 Min. nach beendeter Rotation. Bei Pflanze 64 sind 80 Min. nach Schluß der Rotation nötig, bei Pflanze No. 69 50 Min. Es finden sich auch noch längere Zeiträume. Wodurch es bedingt ist, daß zur Fortpflanzung der Spitzenkrümmung in die Basis bei den einzelnen Exemplaren so verschieden große Zeiträume nötig sind, wissen wir nicht. Möglich ist, daß die Empfindlichkeit des Internodiums bei den verschiedenen Exemplaren verschieden groß ist.

In Bezug auf die Wichtigkeit, welche die einzelnen Teile der Keimpflanze für das Zustandekommen einer geotropischen Reaktion haben, seien noch einige Versuche mitgeteilt.

1. Es wurden 10 Keimlinge horizontal gelegt. Die Coleoptile war bis auf das 1 mm lange Basalstück durch einen Querschnitt entfernt. Der Vegetationskegel war mit Hilfe einer schief abgebrochenen, dünnen Glaskapillare ausgegraben. Schon nach 12 Stunden zeigten sämtliche 10 Pflanzen eine deutliche Krümmung nach oben; nach 22 Stunden war der Krümmungswinkel bei allen größer als 60°. Wie die nachfolgende mikroskopische Untersuchung ergab, war bei zwei Pflanzen die Entfernung des Vegetationskegels keine vollsändige. Irgend eine Wirkung auf Reaktionszeit und Größe hatte dieses jedoch nicht.

2. 10 Keimlinge wurden horizontal gelegt. Die Coleoptile war durch einen ringförmigen Schnitt von unten herauf gänzlich entfernt, der Vegetationspunkt mitsamt den jüngsten Blattbildungen erhalten. Nach 24 Stunden waren 7 schwach, aber unzweifelhaft gekrümmt. 22 Stunden später betrug die Gesamtzahl der Krümmungen 9. Eine Pflanze hatte seitlich nutiert. Da diese

im Versuch 2 erzielten Krümmungen ungleich schwächer waren und später eintraten, als diejenigen im Versuch 1, so kann der tonische Einfluß der Vegetationsspitze für die geotropische Perzeption unmöglich groß sein; wahrscheinlich fehlt er ganz. Dagegen tritt die Wichtigkeit der Coleoptile für den Perzeptionsvorgang auch aus diesen beiden Versuchen klar hervor.

Wenden wir uns jetzt der Reizleitung bei *Panicum* zu, so beweist schon die Verdrängung der Körperkrümmung durch die Spitzenkrümmung in den Versuchen 53—73 der Tabelle ihr Vorhandensein in basipetaler Richtung. Der umgekehrte Vorgang, d. h. eine Reizleitung von der Basis in die Spitze, tritt nicht mit der gleichen Deutlichkeit in die Erscheinung, da die Krümmungen der Coleoptile verhältnismäßig schwach zu bleiben pflegen. Aus zwei Tatsachen glaube ich aber doch auf eine solche schließen zu können. Wie aus der Tabelle XIII hervorgeht, pflegen die Körperkrümmungen bei 20 bis ca. 50 % überstehender Coleoptile meist am stärksten im Internodium aufzutreten, die Coleoptile bleibt dagegen grad. Dieses Gradbleiben der Coleoptile ist aber sicher nicht die Folge einer Einstellung des Wachstums, denn Pflanzen aus demselben Satz zeigen bei einfachem Horizontallegen fast ausnahmslos eine Krümmung auch in der Coleoptile. Auch habe ich häufig Pflanzen, die keine Krümmung in der Coleoptile gezeigt hatten, 24 Stunden auf dem Klinostaten belassen und dann auch an ihnen die normale Längenzunahme von 1—1,5 mm gemessen. Es scheint mir also das Unterbleiben der Krümmungen durch Reizleitung bezw. Reizkompensation herbeigeführt zu werden.

Noch deutlicher scheint mir die Reizleitung nach der Spitze daraus hervorzugehen, daß sich hin und wieder die äußerste Spitze der Coleoptile trotz ihrer entgegengesetzten Reizung mit im Sinne des Körpers krümmt. Dies war bei 8 von 32 Pflanzen, wo die Coleoptile rund 30—50 % vorstand, der Fall.

Setaria italica.

Nachdem es mir bei *Panicum miliaceum* gelungen war, im Internodium eine geotropische Empfindlichkeit nachzuweisen, ging ich zur Untersuchung von *Setaria italica* über, bei der Guttenberg gezeigt zu haben glaubt, daß dem Internodium keine nennenswerte Empfindlichkeit zuzuschreiben ist, und daß in der Coleoptile die Sensibilität gleichmäßig verteilt ist. Die vielen Ausnahmen in der Guttenbergschen Tabelle lassen jedoch Zweifel an der Richtigkeit der gegebenen Schlußfolgerungen aufkommen. Wenn nämlich die Pflanzen mehr als 50 % der Coleoptile vorstehen ließen, und man also ausschließlich Spitzenkrümmungen erwarten sollte, reagierten doch von den 13 in dieser Lage geschleuderten Pflanzen noch immer 5 nach Körper.

Die Resultate meiner eigenen Untersuchungen sind aus der Tabelle No. XVI ersichtlich. Es kam mir bei *Setaria* hauptsächlich darauf an, das Internodium auf seine Sensibilität zu prüfen. Ich

Tabelle XVI.

Laufende Nummer	Länge der Coleopt. in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	Länge der vorragend. Col.-Sp. i. % d. Col.-Lng.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	4,5	15	4,5	100	30	sof.	Körper	Nach 1/2 Std. noch keine Spitzenkrümmung.
2	4,5	13	4,5	"	30	10	Spitze	Körperkrümmung im Internodium schwach und unsicher. Außerdem 10 Min. nach dem [Schleudern nur noch Spitzenkrümmung.
3	4,5	12	4,5	"	30	30	Spitze	
4	5	22	5	"	30	10	S	Sofort nach dem Schleudern Körperkrümmung im Intern. 1/2 cm hinter den Knoten. 10 Min. später beginnt die Spitzenkrümmung im Intern.
5	5	18	5	"	30	10	S	Körperkrümmung in Form eines flachen Bogens im Intern., sonst wie No. 4. [nach 1 1/2 Std. nur Spitzenkrümmung.
6	4	10	4	"	35	sof.	Spitze	
7	5	12	5	"	25	sof.	Kp. Sp.	Sofort nach dem Schleudern Körperkrümmung im Intern., nach 1/2 Std. Krümmung fort.
8	5	20	5	"	25	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung 0,5 cm unterhalb des Knotens nach 10 Min. Spitzenkrümmung.
9	4	9	4	"	30	sof.	Körper	
10	4,5	11	4,5	"	20	10	Spitze	
11	4	8	4	"	20	5	Kp. Sp.	Körperkrümmung schwach, nach 30 Min. wieder fort. Erst nach 1 1/2 Std. schwach nach Spitze.
12	3,5	5	3,5	"	20	10	Spitze	
13	3,5	7	3,5	"	35	sof.	S	Körperkrümmung sehr schwach, Spitzenkrümmung schon im Überwiegen.
14	3,5	6,5	3,5	"	15	25	Körper	Krümmung sehr schwach.
15	4	8	4	"	20	10	Spitze	Krümmung nur im Intern.
16	4	8	4	"	25	sof.	Spitze	
17	4,5	12	4,5	"	20	5	Kp. Sp.	Körperkrümmung sehr schwach, 15 Min. nach dem Schleudern bereits Spitzenkrümmung.
18	3,5	10	3,5	"	20	5	K. ? Sp.	Körperkrümmung schwach und zweifelhaft, Spitzenkrümmung tritt nach 10 Min. ein.
19	2,5	12	2,5	"	20	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung deutlich. 10 Min. später Spitzenkrümmung in der Coleoptile.
20	2,5	10	2,5	"	20	sof.	Spitze	
21	3	c. 15	3	"	15	—	Spitze	Körperkrümmung schwach und unsicher.
22	5	16	5	"	20	sof.	Spitze	
23	4	13	4	"	20	sof.	Körper	Noch 1/2 Std. später nur Körper.
24	5	13	5	"	30	sof.	Körper	Die Col. war direkt vor dem Schleudern zur Hälfte entfernt.
25	5	16	5	"	20	sof.	Körper	Wie die vorige.
26	4	16	4	"	25	sof.	S	S-Krümmung nur im Internod., 20 Min. später Spitzenkrg. verstärkt, Körperkrg. abgeschwächt.
27	5	16	5	"	15	sof.	Kp. Sp.	20 Min. nach dem Schleudern nur noch Spitzenkrümmung im Internod.

habe demzufolge sämtliche Pflanzen so rotieren lassen, daß Coleoptile und Internodium entgegengesetzt gereizt wurden.

Setaria zeigt in ihrem allgemeinen Verhalten einige Unterschiede gegenüber *Panicum miliaceum*. Die Coleoptile stellt nämlich ihr Wachstum bedeutend früher ein und ist demnach schon bei verhältnismäßig jugendlichen Exemplaren nicht mehr krümmungsfähig. S-Krümmungen sind, falls überhaupt vorhanden, auf das Internodium beschränkt. Es tritt in vielen Fällen zuerst Körperkrümmung ein, die bei *Setaria* im Gegensatz zu *Panicum* schwach zu bleiben pflegt. Wenn sich dann am obersten Ende des Internodiums eine deutliche Spitzenkrümmung einstellt, ist meist die basale Körperkrümmung im Internodium fast gänzlich ausgeglichen. Ich habe solche Fälle in der Tabelle nicht mit „S", sondern mit „Kp. Sp.", d. h. Körper, Spitze bezeichnet.

Eine selbständige, der Spitzenwirkung entgegengesetzte Krümmung des Körpers nahm ich bei im ganzen 27 geschleuderten Pflanzen 17 mal wahr. Obgleich diese Krümmungen in einzelnen Fällen recht deutlich hervortraten, blieben sie doch meistens an Intensität hinter den bei *Panicum* erreichten erheblich zurück. Außerdem läßt sich eine große Unregelmäßigkeit bei den einzelnen Exemplaren konstatieren, besonders, wenn sie verschiedenen Sätzen entstammen. Außer individuellen Schwankungen kommen hier vielleicht geringe Unterschiede in Temperatur, Feuchtigkeit und Belichtung beim Ankeimen als Ursachen in Betracht.

Dekapitationsversuche führen bei *Setaria* zu keinem positiven Resultat, wie dies Guttenberg bereits feststellte. Wachstumsmessungen an derartigen Exemplaren habe ich nicht vorgenommen, doch zeigen häufige und deutliche Nutationen bezw. traumatische Krümmungen, daß Wachstum, wenn auch bedeutend abgeschwächt, noch vorkommt. Daß derartige traumatische Krümmungen die geotropischen verdecken, oder, wenn diese in wenigen Fällen auftreten, in Zweifel stellen können, versteht sich von selbst.

Die geringe Intensität der Körperkrümmungen im Internodium ist also wahrscheinlich in erster Linie durch die geringere Empfindlichkeit des Internodiums bedingt. Dann aber könnte auch eine im Vergleich mit *Panicum* schnellere Reizleitung von der Spitze in die Basis eventuell in Betracht kommen. Es ist auffallend, mit welcher Schnelligkeit die Spitzenkrümmung hier im Internodium vorherrschend wird. Um einige Beispiele anzuführen, sei bemerkt, daß die Pflanze 13 nach einer 35 Minuten dauernden Rotation schon eine im Überwiegen begriffene Spitzenkrümmung zeigte. Bei Pflanze 4 war 10 Minuten nach Beendigung der Rotation schon eine Spitzenkrümmung im Internodium bemerkbar, während die Körperkrümmung sofort nach dem Schleudern aufgetreten war. Einige dem zuletzt geschilderten analoge Fälle sind aus der Tabelle zu ersehen. Ob nun das Internodium infolge seiner schwachen Sensibilität eine so geringe Tendenz zur unabhängigen Körperkrümmung zeigt, oder ob die schnelle Reizleitung von der Spitze her die im Internodium entstandene örtliche Erregung zu schnell überwindet, muß unentschieden bleiben. Der negative Aus-

fall der Dekapitationsversuche würde zu Gunsten einer schwachen Empfindlichkeit sprechen, welche dann auch die schnelle Fortpflanzung der Spitzenkrümmung verständlich machen würde.

Wenn auch diese letztere Auffassung am meisten Wahrscheinlichkeit für sich hat, so muß doch betont werden, daß eine Empfindlichkeit im Internodium vorhanden ist, welche so stark ist, daß sie bei den Schlußfolgerungen über die Verteilung der Sensibilität nicht vernachlässigt werden darf. Die schon oben angedeuteten Ausnahmen in den Versuchen Guttenbergs, die der Verfasser zum Teil durch ungenaue Einstellung zu erklären sucht, zum Teil ganz unerklärt läßt, lassen sich durch eine mehr oder minder große Empfindlichkeit des Internodiums leicht verständlich machen. Ob nun in der Coleoptile selbst die Spitze empfindlicher ist als die Basis, oder ob die Empfindlichkeit gleichmäßig verteilt ist, läßt sich demzufolge nicht absolut sicher erweisen. Die Tatsache aber, das bei 50 % überstehender Coleoptile in den Versuchen Guttenbergs die Mehrzahl der Pflanzen im Sinne der Spitze reagiert, könnte sogar eine größere Empfindlichkeit der Spitze vermuten lassen, was dann mit den Resultaten Rotherts für den Heliotropismus übereinstimmen würde.

Sorghum vulgare.

Ich habe *Sorghum vulgare* aus dem Grunde zu meinen Untersuchungen herangezogen, weil Rothert hier eine unzweifelhafte heliotropische Sensibilität im Internodium nachgewiesen hat. Ich nahm an, daß, weil Heliotropismus und Geotropismus mancherlei Übereinstimmung in ihrer Lokalisation zeigen, es mir noch leichter als bei *Panicum* gelingen würde, eine geotropische Empfindlichkeit im Internodium festzustellen. Dies war jedoch keineswegs der Fall.

Die Anzahl der Pflanzen, die ich mit ganz vorstehender Coleoptile rotieren ließ, betrug 13. Die Körperkrümmungen blieben entweder ganz aus oder waren so schwach, daß man sie kaum mit genügender Sicherheit als solche hinstellen konnte. Hinlänglich deutlich dagegen waren sie bei Pflanze No. 5 und 6 (Tabelle XVII) und bei Pflanze No. 11. Während bei No. 5 und 6 die Spitzenkrümmung 15 Minuten nach Beendigung der Rotation im Überwiegen war, stellte sie sich bei Pflanze No. 11 überhaupt nicht ein; es hat hier also anscheinend die Körperkrümmung des Internodiums den Sieg über die Spitzenkrümmung davongetragen. Auch Pflanze No. 1 zeigte bei schwacher, 10 Minuten nach der Rotation eintretender Körperkrümmung eine auffallend späte Spitzenkrümmung ($1^3/_4$ Stde. nach der Rotation).

Ich hoffte nun dadurch eine einwandfreie, deutliche Körperkrümmung im Internodium herbeizuführen, daß ich bei der Rotation nicht die ganze Coleoptile vorstehen ließ, sondern einen kleinen basalen Teil, dessen Länge aus der Tabelle ersichtlich ist, mit dem Internodium zusammen im Sinne des Körpers reizte. Aber auch hier war das Resultat ein zweifelhaftes. Es machte sich demnach bei *Sorghum* ein derartiges Schwanken der Ergebnisse bei gleicher

Tabelle XVII.

Laufende Nummer	Länge der Coleoptile in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	Länge der vorsteh. Spitze in % d. Col.-Lng.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	6	15	6	100	20	10	Kp. Sp.	Körperkrümmung schwach, nach 1¾ Std. Spitzenkrümmung.
2	4,5	12	4,5	„	„	sof.	Kp. Sp.	
3	5	15	5	„	„		0	
4	4,5	13	4,5	„	„		0	
5	7	35	7	„	„	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung deutlich, schon 15 Min. später Beginn der Spitzenkrümmung im Intern.
6	6	30	6	„	„	sof.	S	S-Krümmung, schon nach 15 Min. überwiegt die Spitzenkrümmung.
7	8	30	8	„	„	15	Spitze	
8	6	25	6	„	„	sof.	Spitze	
9	6	25	6	„	„	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung sehr schwach, ½ Std. später schon Spitzenkrümmung im Intern.
10	6	15	6	„	„	10	Spitze	
11	5,5	13	5,5	„	„	sof.	Körper	Krümmung nach Körper in der ganzen Pflanze. Nach 20 Min. wieder grad. Spitzenkrümmung tritt nicht auf.
12	5,5	13	5,5	„	„	10	Körper	Schwach.
13	5	13	5	„	„	10	K. ? Sp.	Körperkrümmung schwach, flach bogenförmig, zweifelhaft. Spitzenkrümmung 15 Min. später im Internodium.
14	9	25	7	78	„	sof.	Spitze	
15	8	25	6	75	„	20	Kp. Sp.	Nach 1¾ Std. Spitzenkrümmung im Internodium. Körperkrümmung schwach.
16	8	16	5	63	„	10	Spitze	
17	7	25	5	71	25		Kp. Sp.	Körperkrümmung schwach.
18	7	25	4	57	15	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung vorherrschend. Spitzenkrümmung entsteht 10 Minuten später in der Coleoptile.
19	8	23	5	63	20			Unregelmäßig gekrümmt. Schwächere Unregelmäßigkeiten auch in den vorhergehenden Pflanzen 17 und 18.

Versuchsanstellung bemerkbar, daß ich die Versuche abbrach. Was aus den Versuchen hervorgeht, ist die schon von Darwin und Guttenberg bewiesene Überlegenheit der Coleoptile über das Internodium und eine sicherlich nicht sehr hervortretende, in manchen Fällen vielleicht fehlende Sensibilität des Internodiums.

Ich habe dann an *Sorghum* noch eine Reihe von Resektionsversuchen, ähnlich wie bei *Panicum*, ausgeführt, die eine sehr schwache Sensibilität des Internodiums gleichfalls wahrscheinlich machen. Am nächstliegenden war es, Pflanzen, die durch einen Querschnitt direkt unterhalb des Knotens völlig dekapitiert waren, horizontal zu legen. Ich machte dieses Experiment mit 13 Pflanzen und fand, daß sich nach 48 Stunden 7 abwärts, 2 aufwärts und eine seitwärts gekrümmt hatten, während zwei grad geblieben waren. Eine geotropische Sensibilität ist also nicht nachzuweisen. Gleichzeitig zeigt der Versuch aber auch, daß dieser negative Erfolg nicht durch eine Wachstumseinstellung und damit verbundene Krümmungsfähigkeit herbeigeführt sein kann. Genauere Wachstumsmessungen ergaben dann auch, daß die durch Dekapitation herbeigeführte Wachstumsdepression keine solch gründliche ist wie bei *Panicum* (Tabelle No. XVIII).

Tabelle XVIII.

Internod. No.	Gesamtwachstum in mm nach				Gesamtlänge d. Internodiums nach 63 Std.
	14 Std.	22 Std.	46 Std.	63 Std.	
1	0,5	0,75	2	2	22
2	1	1,6	4	4,5	23
3	1,5	1,8	4	4,5	27
4	1	1	2	2	19
5	1	1,5	3,2	3,2	20
6	1	1,5	3,5	3,5	20
7	1	2	4,5	4,5	24
8	1	1,2	2	2	20
9	1	1,5	2	2	15
10	1	1,2	3	3	23

Man sieht aus der Tabelle vielmehr, daß zu der Zeit (ca. 24—48 Stunden), wo bei *Panicum* bei eben wiederkehrender Sensibilität bereits kaum noch Wachstum stattfindet, bei *Sorghum* im Gegenteil eine Erhöhung der Wachstumsintensität zu bemerken ist. Es ist also wohl kaum zweifelhaft, daß wir es bei *Sorghum* in der Mehrzahl der Fälle mit einem sehr wenig sensiblen Internodium zu tun haben. Außer dieser völligen Dekapitation wurden noch einige partielle Resektionen zu Versuchen herangezogen: Ich schnitt von 5 Keimpflanzen die Coleoptile ab mit Ausnahme eines etwa 0,2 mm langen Basalstückes. Durch einen derartigen Querschnitt wird auch der obere Teil des etwas erhöht liegenden Vegetationskegels mit entfernt. Alle 5 Pflanzen hatten sich nach 22 Stunden deutlich geotropistisch gekrümmt, ein Zeichen dafür, daß das Vor-

handensein des Vegetationskegels jedenfalls keine conditio sine qua non für die Perzeption und Reaktion ist, daß also auch hier von einem tonischen Einfluß des Vegetationskegels nicht die Rede sein kann.

Entfernt man ferner durch einen ringförmigen Schnitt von unten her die Coleoptile vollständig, so zwar, daß der Vegetationskegel mitsamt den schon angelegten Blättern erhalten bleibt, so findet gleichwohl nach 36 Stunden eine wenn auch schwache doch deutliche Aufkrümmung statt. Da hier die Coleoptile fort ist, der Vegetationskegel und die Blätter absolut unwichtig sind, so bleibt nur der Knoten übrig, der für die Perzeption des Schwerereizes verantwortlich gemacht werden kann. Ich werde an anderer Stelle auf diese Verhältnisse zurückkommen.

In bezug auf Reizleitung zeigte *Sorghum* in meinen Versuchen ähnliche Verhältnisse wie *Setaria*. Ich brauche also darauf nicht ausführlich einzugehen.

Allgemeine Zusammenfassung.

Die Ergebnisse über die Verteilung der Sensibilität in den von mir untersuchten Pflanzenteilen sollen hier nicht noch einmal ausführlich wiederholt werden. Es sei nur kurz daran erinnert, daß bei Keimwurzeln von *Lupinus albus* bei antagonistischer Reizung von Basis und Spitze die Spitze stets dann dominiert und ihre Krümmung auch dem Körper aufdrängt, wenn sie 2,5 mm lang ist. Es ist ferner nicht unwahrscheinlich, daß bei geringer Rotationsgeschwindigkeit, also bei geringer Größe der einwirkenden Schleuderkräfte, die Überlegenheit der Spitzenzone über die Basis mehr hervortritt, daß man also hier das vorstehende Spitzenstück geringer bemessen kann als bei hoher Schleuderkraft.

In bezug auf *Helianthus* hat sich die Piccardsche Methode zur Feststellung der genauen Verteilung der Sensibilität als unzureichend erwiesen. Als Ursache dieses negativen Resultates haben wir die sehr geringe und langsame Fortleitung des Reizes erkannt, die auch bei sehr ungleichem und wechselndem Längenverhältnis von Körper und Spitze zueinander noch S-förmige Krümmungen ermöglicht, welch letztere sich dann auch nach Stunden nicht ausgleichen.

Eine schnellere Reizleitung und demzufolge eindeutigere Resultate ergibt die Piccardsche Methode bei *Hordeum*. Hier treten zwar S-Krümmungen in großer Häufigkeit auf, sie werden jedoch in bezeichnender Weise und mit ausreichender Geschwindigkeit rückgängig gemacht. Läßt man ca. 4—4,5 mm der *Hordeum*-Coleoptile über die Achse vorragen, so resultieren S-förmige Krümmungen mit Sicherheit. Der gleichmäßige Rückgang beider Teilkrümmungen zeigt dann, daß keine der beiden entgegengesetzt gereizten Zonen der anderen in der Erregungsgröße überlegen war, daß also die 4,5 mm lange Spitze gleich empfindlich oder,

wenn man die stärkere Reizintensität im Körper mit in Rechnung zieht, empfindlicher ist als der Körper, ein Resultat, welches gut mit dem von Guttenberg gewonnenen übereinstimmt.

Bei den Vertretern der Paniceen, nämlich *Panicum miliaceum, Setaria italica* und *Hordeum vulgare* sahen wir, daß zwar die Coleoptile weit empfindlicher ist als das Internodium, daß aber in geringem Grade bei *Setaria* in stärkerem Maß bei *Panicum* auch dem Internodium eine Empfindlichkeit zukommt, welche stark genug ist, etwaige Schlußfolgerungen über die Größe der Sensibilität in den einzelnen Teilen der Coleoptile illusorisch zu machen. Sehr erschwerend wirkt auch, daß in bestimmten Fällen ein einwandfreier Nachweis der Empfindlichkeit oder der Nichtempfindlichkeit des Internodiums äußerst schwierig, wenn nicht unmöglich ist. Wenn sich auf dem Piccard-Apparat im Internodium keine direkte Wirkung des lokal gesetzten Reizes bemerkbar macht, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die schnelle Zuleitung des überlegenen Spitzenreizes das Internodium an der Krümmung hindert. Tritt an dekapitierten Internodien keine geotropische Aufkrümmung ein, so kann der Wundshock dafür verantwortlich gemacht werden; in der Tat zeigt sich bei *Panicum* eine außerordentlich starke Verminderung des Wachstums und der Empfindlichkeit als Folge der Dekapitation. Dazu kommen noch die traumatischen Krümmungen vieler Keimlinge, welche geotropische Krümmungen natürlich ganz verdecken können.

Es fehlt hier durchaus an einer Methode, das Internodium der intakten Pflanze allein geotropisch zu reizen und dabei die Coleoptile ungereizt zu lassen, ebenso wie es bei der Untersuchung der Sensibilitätsverteilung in der Coleoptile unmöglich ist, das Internodium ungereizt zu lassen. Es zeigen diese Tatsachen, daß die Piccardsche Methode zwar einen Fortschritt bedeutet, daß sie aber an Präzision und Anwendungsmöglichkeit hinter den, dem gleichen Zweck dienenden heliotropischen Methoden erheblich zurücksteht.

Vergleicht man die Internodien von *Panicum* und *Sorghum* in Bezug auf die Größe der Empfindlichkeit, so ist ohne Zweifel dasjenige von *Panicum* das empfindlichere. Es ist dies deshalb auffallend, weil Rothert nachgewiesen hat, daß für Heliotropismus das Verhältnis ein umgekehrtes ist. Da ich an der Richtigkeit der Rotherschen Ergebnisse nicht zweifle, so ergibt sich hieraus, daß Heliotropismus und Geotropismus in der Verteilung sich wenigstens bei den Paniceen nicht absolut gleich verhalten.

Ein vollständig gleiches Verhalten dagegen zeigen beide Tropismen in der Art der Reaktion, d. h. im Krümmungsmechanismus und in der Reizleitung. Dies geht mit Evidenz aus den S-förmigen Krümmungen hervor. Bei beiden Tropismen geschieht eine Fortleitung des Reizes in der Regel nicht schnell genug, um zu verhindern, daß sich jeder Teil eines Organs zuerst in der Richtung des direkt einwirkenden Reizes krümmt. Erst nachträglich tritt die Reizleitung ausschlaggebend in die Erscheinung und veranlaßt

den mehr oder weniger schnellen Ausgleich der Krümmungen. Hierbei strecken sich beide Teile der S-Krümmung entweder ganz gleichmäßig grad, ohne eine nennenswerte gegenseitige Beeinflussung, oder der eine Teil der Krümmung drängt den anderen zurück, so daß als Endresultat eine einheitliche Krümmung besteht. Im ersteren Falle ist die Intensität des basipetal und des akropetal fortschreitenden Reizes annähernd gleich, im letzteren Falle überwiegt der eine den anderen.

Bei dem gleichmäßigen Ausgleich der S-Krümmungen muß natürlich vorausgesetzt werden, daß der akropetal fortschreitende Reiz den basipetal fortschreitenden nicht behindert, denn wenn beide in der Zone, wo sie zusammentreffen, einander gleich aufheben würden, so wäre der beschriebene Ausgleich vermittels Reizleitung wohl kaum möglich. Die Frage, ob für beide Richtungen getrennte Leitungswege existieren, könnte hieran anschließend gestellt werden. Da uns jedoch die zwischen Perzeption und Reaktion liegenden Teile der Reizkette, sowie Art und Wege der Reizleitung noch völlig unbekannt sind, so ist eine solche Fragestellung wohl noch etwas verfrüht.

Zum Schluß dieser Erwägungen über Reizleitung sei noch erwähnt, daß die Schnelligkeit des Entstehens und des Ausgleichs der S-Krümmungen insofern einen Zusammenhang zeigen, als bei schnell reagierenden Pflanzen auch ein schneller Ausgleich stattfindet; mit anderen Worten, es findet bei leicht perzipierenden Pflanzen auch eine schnelle Reizleitung statt, und umgekehrt bei langsam perzipierenden eine langsame Reizleitung, wie ein Vergleich der Graskeimlinge, speziell von *Hordeum* mit *Helianthus* zeigt.

Anhang.

Verteilung der Empfindlichkeit und der Statolithenstärke. Entstärkungsversuche an Wurzeln und Sprossen mit Aluminiumsalzen.

Ich konnte es mir nicht versagen zu prüfen, ob der stärkeren oder schwächeren Sensibilität eines Pflanzenteiles stets auch eine entsprechende Ausbildung des Statolithenapparates parallel geht, obgleich ich mir im voraus sagte, daß auch ein vollkommener Parallelismus kein Beweis ist für einen kausalen Zusammenhang zwischen Sensibilität und Stärkevorkommen, so wenig eine mangelnde Übereinstimmung die Statolithentheorie widerlegen würde; denn außer der Menge und Art der Stärkekörner kommt ja auch noch die spezifische Sensibilität in Frage.

Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf *Panicum* und *Sorghum*, und da lassen sich allerdings Beziehungen zwischen dem Vorkommen von Statolithenstärke und der Verteilung der Empfindlichkeit konstatieren: Der relativen Unempfindlichkeit des Internodiums bei *Sorghum* entspricht eine verschwindend geringe Stärkemenge.

während bei *Panicum* besonders in der Stärkescheide des Internodiums und in den Zellen dicht unterhalb des Knotens sehr viele und auch große Stärkekörner vorhanden sind. In vielen Fällen stehen die Körner an Größe den in der Coleoptile befindlichen kaum nach und sind aufs deutlichste verlagerungsfähig.

Bei *Sorghum* ermöglicht, wie ich oben bereits bemerkte, das Vorhandensein des Knotens eine wenn auch schwache geotropische Krümmung an dekapitierten Keimlingen. Damit parallel geht eine Anhäufung von Stärkekörnern im Knoten, die hier deutlich lokalisiert ist und sich nicht in das Internodium fortsetzt.

Die Übereinstimmung bei beiden Pflanzen zwischen Menge und Lokalisation der Stärke und der Empfindlichkeit ist also eine gute. Es muß aber bemerkt werden, daß an dekapitierten Exemplaren von *Panicum* keine Übereinstimmung zwischen Reaktionsgröße und Stärkemenge existiert. Da die Größe des Wundreizes und dessen Einwirkung auf die einzelne Pflanze jedoch völlig unkontrollierbar ist, so läßt sich auch hieraus kein sicherer Schluß ziehen.

Anschließend an diese kurze Erörterung der Stärkeverhältnisse in Gramineenkeimlingen sei mir gestattet, in Kürze eine Reihe von Versuchen zu schildern, die ich in ähnlicher Weise wie Block und vor Veröffentlichung von dessen Arbeit machte und die von dem Grundgedanken ausgingen, die Stärke von Wurzeln und Sprossen vermittels von Aluminiumsalzen zu entfernen und aus dem Reagieren bezw. Nichtreagieren der so behandelten Pflanzen auf einen kausalen Zusammenhang zwischen Stärke und geotropischer Sensibilität zu schließen.

Im Jahre 1909 hat Fluri gezeigt, daß das Kation Al^{***} von Aluminiumsalzen imstande ist, Spirogyrafäden im Lichte ohne allzugroße Schädigung vollkommen zu entstärken. Damit schien ein Mittel gewonnen, die Statolithentheorie experimentell auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Gelang es, Sprosse und Wurzeln von der Statolithenstärke zu befreien, ohne daß ihre geotropischen Eigenschaften geändert wurden, so konnte die Statolithentheorie nicht richtig sein. War jedoch mit der Entfernung der Stärke auch die geotropische Sensibilität verschwunden, so wäre dies kein Beweis für die Theorie, da der Mangel der Perzeptionsfähigkeit auch auf einer Schädigung der Pflanzen hätte beruhen können.

Die Flurische Methode wurde zum ersten Mal von Pekelharing für die uns hier interessierende Frage in Anwendung gebracht. Sie wählte Kalium-Aluminiumalaun als Entstärkungsmittel. Ihre Behauptungen, Wurzeln von *Lepidium sativum* völlig entstärkt zu haben, ohne ihre geotropische Sensibilität ganz aufzuheben, sind bereits von Němec als unwahrscheinlich bestritten worden. Letzterer fand im Gegenteil nie eine völlig entstärkte Pflanze, die sich noch geotropisch gekrümmt hätte.

In ausführlicherer Weise hat dann Block diese Frage nachuntersucht. Seine Versuchsanordnung sowie das Entstärkungsmittel

sind dieselben wie in den Versuchen von Pekelharing und Němec. Auch bei ihm war *Lepidium sativum* das hauptsächlichste Untersuchungsobjekt. Ergänzend traten noch *Vicia Faba, Helianthus annuus, Trifolium repens* und *Setaria italica* hinzu, und zwar wurden nur die Wurzeln untersucht. Da die Blockschen Resultate im wesentlichen mit den meinigen übereinstimmen, so will ich sie hier nicht im Detail schildern. Ich komme am Schlusse kurz auf sie zurück.

Bei der Untersuchung der vorliegenden Frage ist zunächst einmal nötig, eine Methode zu finden, Keimwurzeln mit Sicherheit innerhalb einer ganz bestimmten Frist zu entstärken, und zwar aus folgenden Gründen:

Es ist unmöglich, eine Wurzel vor der geotropischen Reizung auf ihren Stärkegehalt zu untersuchen, da sie durch Behandeln mit Jod natürlich für geotropische Versuche untauglich wird. Untersucht man aber eine Wurzel erst, nachdem sie sich geotropisch gekrümmt hat, und erweist sie sich dann als stärkefrei, so kann man immer einwenden, die Wurzel habe während der Perzeption noch Stärke besessen.

Diese Schwierigkeiten können nur dadurch beseitigt werden, daß man eine Methode findet, durch die nach einer bestimmten Zeit, sagen wir drei Tagen, alle Wurzeln entstärkt werden. Würde man dann etwa am vierten Tage die Wurzeln exponieren und nach erfolgter geotropischer Krümmung keine Stärke mehr finden, so könnte man mit Bestimmtheit behaupten, daß die Wurzeln während der Reizperzeption keine Stärke mehr besessen haben.

Auch wenn die Methode nur ausreichte, einen bestimmten sehr hohen Prozentsatz von Wurzeln zu entstärken, so könnte man noch zu bestimmten Schlüssen kommen. Man müßte nach Ablauf einiger Tage, während deren sich die Wurzeln in der Aluminiumsalzlösung befinden, die Hälfte auf Stärke untersuchen. Fände sich ein sehr hoher Prozentsatz entstärkt, so könnte man die nicht untersuchte Hälfte geotropisch reizen. Fände sich nun unter den geotropisch gekrümmten Wurzeln eine sehr große Anzahl stärkefrei, so könnte man wieder mit einiger Sicherheit annehmen, daß von den geotropisch gekrümmten Wurzeln zur Zeit der Krümmung eine Anzahl stärkefrei war. Die Zahl der gekrümmten stärkefreien Wurzeln müßte natürlich die Anzahl derjenigen Wurzeln weit übertreffen, die sich bei den Voruntersuchungen (erste Hälfte der Versuchswurzeln) noch als stärkehaltig erwiesen hatten. Sehen wir jetzt zu, wie sich die Wurzeln wirklich verhalten.

Ich machte Entstärkungsversuche mit Aluminiumchlorid und Aluminiumsulfat. Als Versuchsobjekt benutzte ich die Keimwurzeln von *Vicia Faba*. In die Lösung tauchten nur die Wurzeln selbst ein, nicht aber die Cotyledonen. Für die Wirkung der Lösungen mögen die beiden Tabellen XIX und XX als Beispiel dienen.

Tabelle XIX.

Benutzte Lösung	Zahl der untersucht. Wurzeln	Zahl der in den aufeinanderfolgenden Tagen untersuchten Wurzeln				Zahl der völlig entstärkten Wurzeln
		1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	
0,00075 mol $Al_2 Cl_6$	5	2	1	2	Wurzeln schwarz u. wachstumsfähig	1
0,0015 mol $Al_2 Cl_6$	8	1	3	4	Wurzeln schwarz	0
0,0015 mol $Al_2 Cl_6$ + 1% Knopsche Nährlös.	9	3	3	3	Kultur durch Schimmelpilze verdorben	0

Tabelle XX.

Versuchslösung	Zahl der in aufeinanderfolgenden Tagen untersuchten Wurzeln														Anzahl der vollkomm. entstärkten Wurzeln
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
0,0002 mol. $Al_2(SO_4)_3$		1+	2+	3 —	2 — 1 —	1 + 1 |	2 —	1 — 1 |	1 | 1 +		1 —	2 —			0
0,0003 mol $Al_2(SO_4)_3$		2+	1 — 2 +	3 +	2 + 1 —	1 + 1 |	1 + 1 |	1 | 1 +							0
0,0001 mol $Al_2(SO_4)_3$ + 1% Knopsche Nährlös.		1+		1 +		1 +	2 +				1 +			2 +	0
0,0002 mol $Al_2(SO_4)_3$ + 1% Knopsche Nährlös.		1+	2 +		1 +	2 +	1 +	2 +						2 +	0
0,0003 mol. $Al_2(SO_4)_2$ + 1% Knopsche Nährlös.				1 +		1 +	1 +								0

+ = viel Stärke, — = wenig Stärke, | = fast entstärkt.

Zur Erläuterung der Tabellen sei folgendes bemerkt: Bei den Versuchen der Tabelle No. XIX herrschte in der Lösung eine Temperatur von 31° C. Eine Beschleunigung der entstärkenden Wirkung durch diese hohe Temperatur fand jedoch nicht statt. Die Versuche mit Aluminiumsulfat wurden bei einer Temperatur von 10—12½° C. gemacht. Es ist besonders hervorzuheben, daß mir mit Hilfe von Aluminiumchlorid nur eine einzige vollkommene Erstärkung gelang, und daß von den 37 in reiner Aluminiumsulfatlösung gezogenen Wurzeln auch nicht eine einzige vollkommen entstärkt wurde, obwohl im allgemeinen eine Stärkeabnahme deutlich ist. Es ist also die Entstärkung durch beide angewandten reinen Aluminiumsalze vollkommen unzuverlässig und unzureichend.

Mit Kalium-Aluminiumalaun habe ich nicht gearbeitet, aber aus der Arbeit Blocks geht hervor, daß auch hier die Entstärkung nicht sicherer vor sich geht. Mit *Vicia Faba* z. B. hat der Verfasser

folgendes Resultat erhalten: Von 156 Wurzeln waren nur 7 ganz oder fast ganz entstärkt.

Daß die beschriebenen Entstärkungsmethoden für eine Prüfung der Statolithentheorie nicht ausreichend sind, braucht wohl kaum näher ausgeführt zu werden. Diese Unzulänglichkeit wird noch erhöht durch die stark schädigenden Wirkungen der Aluminiumsalze, die sich durch eine Schwarzfärbung und Erschlaffung der Wurzel, sowie durch eine Neigung zu intensiven traumatischen Krümmungen zu erkennen geben.

Es müßte, um diesen Schwierigkeiten entgegenzutreten, eine Methode gefunden werden, die schädigende Wirkung der Aluminiumsalze aufzuheben, ohne die entstärkende Wirkung derselben herabzusetzen. Dies kann nach den heutigen Kenntnissen über die antagonistischen Wirkungen verschiedener Kationen nur so geschehen, daß man durch Hinzufügen eines fremden Kations die Wirkung des Al*** paralysiert. Ich versuchte, diese Wirkung durch Hinzufügen von einprozentiger Knopscher Nährlösung zu erreichen, doch vergeblich. Die Schädigung der Lösung war zwar geringer, statt der Schwarzfärbung der Wurzeln trat nur noch eine leichte Braunfärbung auf, oder es blieb sogar diese aus. Ferner hielt das Wachstum, welches bei den in reiner Aluminiumsulfatlösung kultivierten Wurzeln schon nach ca. 3 Tagen erlosch, hier viel länger an. Jedoch war dafür von einer entstärkenden Wirkung nichts mehr zu spüren.

Genau denselben Mißerfolg wie Knopsche Nährlösung ergab ein Zusatz von saurem Kaliumphosphat. Das von Block benutzte Kalium-Aluminiumalaun zeigt zwar keine ungünstige Wirkung auf den Prozeß der Stärkelösung, es hebt aber auch die schädigende des Aluminiums nicht auf.

Bis jetzt ist also noch kein Mittel gefunden, die entstärkende Wirkung der Aluminiumsalze zu erhöhen, und es ist auch schwierig, zu sagen, in welcher Richtung man dieses Mittel suchen soll, da man vorläufig noch keine Ahnung hat, worauf man die entstärkende Wirkung der Aluminiumsalze zurückführen soll. Die Flurische Erklärung, wonach durch Aluminiumsalze die einzelnen Zellen für Zucker permeabel werden sollten, ist noch nicht bewiesen. Die von ihm gefundene Tatsache, daß bei Pflanzen, die sich in Aluminiumsalzlösung befunden haben, mit Kaliumnitrat keine Plasmolyse mehr eintritt, ist jedenfalls nicht von allgemeiner Gültigkeit, denn Elodeapflanzen geben sowohl nach kürzerem als auch nach längerem Aufenthalt in Aluminiumsalzlösungen eine völlig normale Plasmolyse mit den von Fluri angeführten Reagenzien.

Wenn man die entstärkende Wirkung des Aluminiums auf eine Förderung der Tätigkeit der Diastase zurückführen will, so müßte sie durch notorische Beschleuniger der Diastasewirkung zu erhöhen sein. Effront gibt an, daß Phosphate derartig auf Diastase wirken. Meine Versuche mit KH_2PO_4, das ich dem Aluminiumsulfat hinzufügte, schlugen, wie schon bemerkt, fehl.

Außer den Wurzeln von *Vicia Faba* dienten mir noch Sprosse von *Elodea canadensis* und *Gratiola officinalis,* also von Pflanzen,

die an ein submerses Wachstum gewöhnt sind, zu Entstärkungsversuchen mit Aluminiumsulfat. Da diese Versuche aber nichts Neues ergeben haben, so will ich sie hier nicht ausführlich wiedergeben. Bemerkt sei nur, daß beide Pflanzen die Einwirkuug des Aluminiumsalzes viel besser vertragen können als die Wurzeln von *Vicia*, doch fällt eine Entstärkung, falls sie überhaupt auftritt, zeitlich stets mit einer starken Schädigung (Schlaffheit und Braunfärbung) zusammen.

Ich bin also auf Grund obiger Untersuchungen im wesentlichen zu dem gleichen Resultat wie Block gekommen, daß nämlich die Methode der Entstärkung sowohl von Wurzeln, als auch von Sprossen der an den Aufenthalt in Wasser angepaßten Pflanzen durch Aluminiumsalze, für eine Prüfung der Statolithentheorie nicht in Betracht kommt. Etwaige Versuche, vermittels antagonistisch wirkender Stoffe die Giftwirkung des Aluminiums aufzuheben, ohne die entstärkende Wirkung desselben abzuschwächen, halte ich für wenig aussichtsreich. Ebenso scheint mir auch eine Erhöhung der entstärkenden Wirkung des Aluminiums durch stimulierend wirkende Ionen nicht möglich zu sein.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Laboratorium der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. B. begonnen. Die Ausführung erfolgte der Hauptsache nach im botanischen Institut der Kaiser-Wilhelms-Universität zu Straßburg.

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Oltmanns, Herrn Prof. Dr. Kniep und besonders Herrn Prof. Dr. Jost für die Unterstützung und Anregung, die sie mir in reichem Maße zuteil werden ließen, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907.)

Block, A., Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum* und anderer Pflanzen bei Kultur in Kalialaunlösungen. Diss. Berlin 1912.)

Darwin, Fr., On the Lokalisation of Geoperzeption in the Cotyledon of *Sorghum*. (Wiesner, Festschrift. Wien 1908.)

Effront, zitiert nach Green-Windisch: Die Enzyme. Berlin 1901.

Fluri, M., Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. Bd. 99. 1909.)

Guttenberg, H. Ritter von, Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Coleoptile der Gramineen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50. 1912.)

Haberlandt, G., Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45. 1908.)

Jost, L., Studien über Geotropismus. I. Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. (Zeitschrift f. Bot. 1912. 4. Jahrg.)

Jost, L., und R. Stoppel, Studien über Geotropismus. II. Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft. (Zeitschrift f. Bot. 1912. 4. Jahrg.)

Nèmec, B., Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 28. 1910.)

Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes der Pflanzen. (Rec. trav. bot. Néerlandais. Bd. 7.)

Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. 1904.)

Rothert, W., Über Heliotropismus. (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1896. Bd. VII.)

Tröndle, A., Geotropische Reaktion und Sensibilität. [Vorläufige Mitteilung.] (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 30. 1912.)

Beiträge zur Ökologie der Laubmoose.

Von

Bernhard Kessler, Straßburg i. E.

Mit 1 Abbildung im Text.

Kapitel I.

Einleitung.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Versuch gemacht, einige der Bedingungen festzustellen, die für die Verbreitung der Laubmoose auf den verschiedenen Böden in Betracht kommen. Ausgangspunkt war die Frage, worauf die teilweise scharfe Sonderung der Arten in kalkliebende und kalkfeindliche beruht; denn es ist ungewiß, ob hier nur die Konkurrenz das Maßgebende ist, die erst in den späteren Entwicklungsstadien des Moospflänzchens eintritt, oder ob ein Einfluß des Bodens bereits auf die Keimung besteht und dadurch die Sonderung schon vor oder in den ersten Entwicklungsstadien getroffen wird.

Bei der Bewertung der im folgenden mitzuteilenden Ergebnisse ist die Schwierigkeit zu berücksichtigen, die sich bei jeder experimentellen Untersuchung ökologischer Fragen ergiebt. Während in der Natur mit einem ganzen Komplex von Bedingungen zu rechnen ist, sind bei den Kulturversuchen alle diese Bedingungen kaum realisierbar, teils weil wir sie nicht alle kennen, teils weil wir sie wegen experimenteller Schwierigkeiten nicht herstellen können. Erweist sich demnach bei den Versuchen ein Faktor als nicht bestimmend, so ist damit nicht gesagt, daß er in der Natur keine Bedeutung hat, da er vielleicht hier zusammen mit anderen zum Teil ganz unbekannten Faktoren wirkt. Wird dagegen in den Kulturen eine wirksame Bedingung aufgefunden, die auch am natürlichen Standort auftritt, so kann diese mit Recht als maßgebend betrachtet werden.

Wie schon hervorgehoben wurde, kann eine Einwirkung der Standortsfaktoren entweder auf die frühesten Stadien der Entwicklung stattfinden, also auf die Keimung, oder auf die mehr oder minder erwachsene Pflanze. Fassen wir den letzteren Fall ins Auge, so handelt es sich für die Verbreitung nicht allein darum,

daß eine Pflanze aufwächst, sondern auch wie und in welcher Umgebung; denn das Gedeihen wird immer ein beschränktes bleiben, wenn an einem Standort andere Arten konkurrieren, denen die Außenbedingungen besser zusagen. Für die Untersuchung dieser Frage müssen Beobachtung in der Natur und Experiment Hand in Hand gehen; sie lag zunächst nicht im Plane dieser Arbeit. Hier sollen vielmehr vornehmlich die Faktoren behandelt werden, die die Keimung beeinflussen und dadurch für die Verbreitung der Laubmoosarten ausschlaggebend sind.

Es mag zunächst ein kurzer Überblick der über die Keimung der Laubmoossporen vorliegenden Literatur gegeben werden, soweit sie hier in Frage kommt. Die erste eingehende Beschreibung mit Abbildungen findet sich bei Hedwig (9). Auf diese rein morphologische Arbeit folgten zahlreiche andere, die aber für die vorliegende Untersuchung wenig Interesse haben; eine historische Übersicht darüber findet sich bei Schöne (23). Eine Anregung zu physiologischen Untersuchungen wurde gegeben durch Borodin (2) im Jahre 1868. Dieser schnitt eine Frage an, die freilich bis heute noch nicht gelöst ist, nämlich ob die Sporen der Moose fähig sind, im Dunkeln auf anorganischem Substrat zu keimen. Borodin (2) selbst kam bei seinen Versuchen zu negativen Resultaten. Nach ihm ist das Licht zur Keimung unumgänglich nötig. Forest Heald (5) indessen zeigte, daß das Licht durch andere Faktoren ersetzt werden kann. Er erzielte nämlich im Dunkeln Keimung, wenn der Nährlösung Traubenzucker oder Pepton zugesetzt worden war. Dagegen konnte er durch andere Reizmittel, wie Erhöhung der Temperatur, Ätherisierung und verschiedene Metallsalze in großer Verdünnung, die auf das Wachstum stimulierend wirken, keine Keimung im Dunkeln erzielen. Demgegenüber vertritt Schulz (24) die Ansicht, daß das Licht durch keine anderen Faktoren ersetzbar ist, obwohl auch in seinen Dunkelkulturen bei Zuckerzusatz eine Keimung eintrat; denn er hält diese Keimung nur für ein anormales Anschwellen der Spore, weil der Zucker nicht assimiliert, sondern als Stärke gespeichert wird.

Im Jahre 1905 zeigte jedoch Treboux (25), daß die Keimung im Dunkeln auch auf rein anorganischer Nährlösung möglich ist, wenn auch die Kulturen in den zuckerhaltigen Nährlösungen einen Vorsprung aufweisen. Er mißt dieser Tatsache eine ökologische Bedeutung bei, da er glaubt, daß sich Protonemen vielleicht in der Natur gelegentlich saprophytisch zu ernähren vermögen und daß die Fähigkeit, bei schwacher Beleuchtung zu keimen, für die Verbreitung der Arten wichtig sein kann.

Die neueste Behandlung der Streitfrage findet sich bei Laage (10), der das Fehlschlagen früherer Dunkelkulturen auf die zu hohe Konzentration der Nährlösungen zurückführt. Er vermochte positive Erfolge in Dunkelkulturen durch bloßen Zusatz von Spuren von Kochsalz zum destillierten Wasser zu erzielen. Er glaubt daher, daß bei der Keimung die geringen osmotischen Druckwirkungen der dem Wasser zugesetzten Spuren von Nährsalzen das Maßgebende sind. An Sporen von *Funaria hygrometica* konnte er fest-

stellen, daß die Keimkraft bei Lichtabschluß von den äußeren Bedingungen abhängig ist, unter denen sich die Sporen entwickelt haben. Eine Keimung im Dunkeln trat nur bei solchen Sporen ein, die er frischen, einem Gewächshause entstammenden Moosen entnommen hatte. Dagegen konnte er eine Keimung bei den Moosen, die von einem sehr trockenen, sonnigen Standort stammten, nicht erzielen. Auf die Arbeit Laages (10) wird noch zurückzukommen sein in Kapitel VIII.

Es sollen nun noch einige Arbeiten Erwähnung finden, die sich mit Ernährungsfragen des Protonemas und mit der Ausbildung und Funktion der Rhizoiden befassen.

Die Rhizoiden sind nach Paul (14) ihrer Hauptfunktion nach Haftorgane. Sie werden um so kürzer, je fester der Boden ist; so besitzen z. B. diejenigen Moose die längsten Rhizoiden, die auf reinem Sandboden und anderem wenig bindigen Boden wachsen. Hier fällt den Rhizoiden die Aufgabe zu, das Protonema gegen Verwehung oder dergl. zu schützen. Schöne (23) dagegen erhielt bei *Funaria* auch auf Wasserkultur Rhizoiden und widerspricht aus diesem Grunde der Auffassung Pauls (14), daß die Rhizoiden Haftorgane seien. Er erklärt die Entstehung der Rhizoiden bei *Funaria* allein aus dem gesteigerten Nährsalz-, speziell Nitratbedürfnis, und ihr Auftreten in Kulturen ohne Stickstoff oder ohne Phosphor charakterisiert nach ihm dieses Moos geradezu als Nitrat- oder Ruderalmoos.

Mit Ernährungsfragen des Protonemas beschäftigte sich Becquerel (1). Er machte Kulturversuche in eisen- und phosphorfreien Lösungen und fand, daß hierin die Sporen sich nicht weiterentwickelten. Nach ihm sind die folgenden zehn Elemente zur normalen Entwicklung des Protonemas notwendig, nämlich: N, Fe, S, P, Ca, Mg, K, C, O und H.

Eine Angabe über die Dauer der Keimfähigkeit machte Müller (Thurgau) (13). Er fand, daß die Keimfähigkeit nach 4 Jahre langem Liegen bei *Funaria hygrometrica* noch ebenso stark war wie bei den „aus noch lebenden ungeöffneten Kapseln gewaltsam entleerten Sporen“. Daran anschließend mag erwähnt sein, daß es Schimper (21) sogar gelungen war, Moossporen, die 50 Jahre lang trocken gelegen hatten, zum Keimen zu bringen.

Kapitel II.

Methodisches.

Das bei meinen Untersuchungen verwendete Sporenmaterial wurde Moosen entnommen, die im Laufe der Jahre 1910—1912 gesammelt worden waren. Die Kapseln wurden in reifem Zustand abgeschnitten und in Papiertüten in einem von Laboratoriumsluft freien Gewächshause aufbewahrt.

Als Kulturgefäße wurden Reagenzgläser benutzt, die, wie alle bei den Untersuchungen verwendeten Gefäße, mit einer Lösung von Kaliumbichromat in konzentrierter Schwefelsäure gereinigt und

erst mit Leitungswasser, dann mit destilliertem Wasser nachgespült wurden. Diese gründliche Reinigung war deshalb nötig, weil die Sporen, wie wir nach einigen Angaben in der Literatur gesehen haben, zuweilen auf sehr geringe Spuren von Salzen usw. reagieren sollen.

Die Aussaat der Sporen wurde in der Weise vorgenommen, daß in jede Kultur Sporen aus mehreren Kapseln gesät wurden, um von Zufälligkeiten freie Resultate zu erhalten; denn es war anzunehmen, daß die Sporen verschiedener Kapseln nach Alter und Standort sich in der Keimung etwas verschieden verhalten würden.

Als Verschluß der Reagenzgläser dienten Wattepfropfen, die mit Seidenpapier umwickelt worden waren, um sowohl das Hineinfallen von Staub, als auch von Baumwollfäserchen zu verhindern. Durch diese Versuchsanordnungen wurden genügend gleichmäßige Bedingungen für die einzelnen Kulturen geschaffen.

Die Reagenzgläser wurden in einem nach Norden gelegenen Gewächshaus des Instituts aufgestellt und möglichst gleichmäßig beleuchtet. Vor der Einwirkung direkten Sonnenlichts, das nach Angaben von Schulz (24) auf die Sporen tödlich wirken soll, wurden die Kulturen durch eine am Ostfenster niedergelassene Jalousie geschützt. Die Lufttemperatur war nicht sehr großen Schwankungen ausgesetzt. Nach öfters wiederholten Beobachtungen schwankte sie zwischen 17° und 25°. Daß diese Schwankungen der Temperatur für die Keimung nicht von Einfluß sein konnten, wurde durch folgenden Versuch gezeigt.

Kulturen mit Sporen von *Funaria hygrometrica, Mnium hornum* und *Barbula muralis* wurden unter eine Glasglocke gesetzt, die ständig von Leitungswasser bespült wurde. Das Thermometer zeigte unter dieser Glasglocke konstant 17°; eine Kontrollkultur wurde bei 22° gehalten. In beiden Versuchen verlief die Keimung vollkommen unterschiedslos.

Zur Untersuchung, ob Keimung stattgefunden hatte, wurde der Inhalt der Reagenzgläser, der ungefähr ein Viertel des Volumens betrug, in ein Uhrglas ausgegossen und hierin bei schwacher Vergrößerung mikroskopisch untersucht. Die Notierung in den Versuchsprotokollen geschah in der Weise, daß sowohl Länge des Keimschlauchs, die nach Sporendurchmessern abgeschätzt wurde, als auch die Prozentzahl der gekeimten Sporen berücksichtigt wurden; in einigen Fällen wurde auch das Aussehen der Keimschläuche und die Ausbildung von Rhizoiden und Protonema näher notiert. Waren einige Kulturen bei der ersten Untersuchung nicht gekeimt, so wurde der Inhalt des Uhrglases wieder in das Reagenzglas zurückgegossen und es wurden bei späteren Untersuchungen auch die bereits vorher gekeimten Sporen wieder berücksichtigt, um so möglichst zuverlässiges Vergleichsmaterial zu erhalten.

Kapitel III.

Einfluß der Reaktion des Nährbodens auf die Keimung.

Es ist seit langem bekannt, daß die Reaktion der Böden verschieden ist. Vergleicht man die Standorte der Moose, so zeigt

sich, daß die einzelnen Arten oft auf bestimmte Böden beschränkt sind. Daher liegt die Frage nahe, ob diese Sonderung dadurch zu erklären ist, daß die Keimung der Sporen durch die Reaktion der Böden beeinflußt wird.

Bei der Untersuchung dieser Frage mußte ich zunächst feststellen, ob und in welcher Weise die Keimung der Moossporen durch verschiedene Reaktion des Nährbodens beeinflußt wird, da die wenigen Angaben in der Literatur schwankend sind. Nach Treboux (25) ziehen *Sphagnum* und *Dicranella cerviculata* saures Substrat vor. Laage (10) dagegen konnte in den schon früher erwähnten Versuchen keinen Einfluß der Reaktion auf die Keimung feststellen. Er variierte die Reaktion durch Verwendung von KH_2PO_4, K_2HPO_4 und K_3PO_4 bei der Zusammensetzung der Nährlösung. Über den Einfluß von H- resp. OH-Ionen auf die Keimung finden sich bei A. Fischer (4) nähere Angaben, die sich allerdings nur auf die Samen einiger Phanerogamen beziehen. Fischer (4) experimentierte mit *Sagittaria sagittifolia* und *S. platyphylla* und fand, daß die Hydroxyl- und Wasserstoffionen als Keimungsreize wirken und daß die Samen in neutralen Salzlösungen nicht zur Keimung kommen. Fischer (4) vermutet, daß die Anregung zur Keimung in der durch die H- und OH-Ionen eingeleiteten Ionisation des zuvor nicht ionisierten ruhenden Plasmas beruht und daß eine Wirkung der Stoffe auf die Membran für die Erklärung nicht in Frage kommt.

Es soll gleich hier bemerkt werden, daß die Keimungsverhältnisse der Samen von Wasserpflanzen, wie sie Fischer festgestellt hat, von denen der Moossporen sich darin unterscheiden, daß dort neutrale Lösungen wirkungslos sind, während Moossporen in neutraler Lösung nachgewiesenermaßen keimen.

Um den Einfluß der Reaktion auf die Keimung der Laubmoossporen zu prüfen, war es nötig, zunächst als Ausgangslösung eine neutrale Nährlösung herzustellen. Dieser mußten dann verschiedene Mengen von Säure resp. Base zugesetzt werden, so daß man einen genauen Anhalt über die Stärke des sauren resp. basischen Charakters der Nährlösung haben konnte.

Zu diesem Zweck wurden folgende von Merck (Darmstadt) bezogene Salze im Liter dest. Wassers aufgelöst:

KNO_3	1 gr
$MgSO_4$	0,25 gr
$Ca(H_2PO_4)_2$	1 gr

Die durch die Anwesenheit des Monocalciumphosphats bedingte saure Reaktion der Nährlösung wurde aufgehoben durch Zufügen bestimmter Mengen $^1/_{10}$ normaler Kalilauge bis zur Neutralisation; als Indikator diente hierbei Lackmuslösung.

Der so hergestellten neutralen Grundlösung wurden in bestimmten Mengen $^1/_{10}$ normale Kalilauge resp. $^1/_{10}$ normale Salpetersäure hinzugefügt. Letztere war mittels Phenolphtalein auf die $^1/_{10}$ normale Kalilauge eingestellt worden. Das Mengenverhältnis

der zugesetzten Säure resp. Base betrug 1, 2, 4 und 6 ccm auf 100 ccm Nährlösung.

Bei der Herstellung der alkalischen Nährlösung war es nicht zu verhindern, daß das Magnesium als Hydroxyd ausfiel. Diese Ausfällung durch Zusatz von Ammoniak zu verhüten, wurde unterlassen, da die Sporen, wie einige Versuche zeigten, eine Anwesenheit von Ammoniak nicht zu ertragen scheinen. Die vorhandenen Spuren von gelöstem Magnesium genügten für die Ernährung der Sporen; denn dem Verbrauch entsprechend mußte neues Magnesium in Lösung gehen.

Durch diese Ausfällung des Magnesiums war es jedoch nicht zu verhindern, daß die neutrale Nährlösung bei Zusatz von KOH zunächst neutral blieb; denn die OH-Ionen wurden so lange zur Bildung des Magnesiumhydroxyds verbraucht, bis alles gelöste Magnesium ausgefällt worden war. So zeigten noch eine neutrale Reaktion diejenigen Nährlösungen, die 0,1 oder 0,2% $^1/_{10}$ normaler KOH enthielten; erst bei Zusatz von 4 ccm auf 100 ccm Nährlösung war eine Alkaleszenz festzustellen.

Es ist somit nicht möglich, Nährlösungen herzustellen, die bei gleichem Salzgehalt den gleichen Grad von Alkaleszenz bezw. Acidität aufweisen. Deshalb wurde außerdem destilliertes Wasser verwendet, dem gleiche Mengen von H- und OH-Ionen zugesetzt waren, d. h. es wurde KOH oder NaOH und HCl oder HNO_3 zugesetzt.

Bei der Bewertung der mit diesen Kulturen erzielten Resultate ist zu berücksichtigen, daß nur solche Arten eindeutig den Einfluß der Reaktion auf die Keimung zeigen können, die auf Nährsalze keine großen Ansprüche machen. Arten, die sehr auf Nährsalze angewiesen sind, werden in einer nährsalzfreien Lösung nicht keimen, wenn diese auch diejenige Reaktion zeigt, die in Kulturen mit Nährlösung eine Keimung hervorruft. Beide Versuchsreihen, die mit Nährlösung und die mit destilliertem Wasser, ergaben indessen im Prinzip die gleichen Resultate.

Wir können die untersuchten 33 Laubmoosarten nach dem Verhalten ihrer Sporen in den verschieden reagierenden Lösungen in Gruppen einteilen. Diese Gruppierung wurde möglichst umfassend vorgenommen, um einen Überblick darüber zu gewinnen, ob die Verbreitung der Laubmoose in der Natur durch die Reaktion der Böden bedingt ist.

Zunächst können in der später folgenden Tabelle leicht unterschieden werden Arten, die alkalisches Substrat, und solche, die saures Substrat vorziehen. Innerhalb dieser beiden großen Gruppen finden sich Arten, die alle möglichen Abstufungen zeigen, jedoch wiederum in zwei Gruppen eingeteilt werden können. Die Arten der einen Gruppe ziehen zwar das alkalische Medium vor, keimen aber auch noch in schwacher Säure und gedeihen sehr gut in neutraler Lösung. Die Arten der anderen Gruppe keimen sowohl in alkalischer als in saurer Lösung, scheinen aber — wie aus der kräftigeren Entwicklung des Protonemas zu entnehmen ist — saure Lösung zu bevorzugen.

Ich hatte so festgestellt, daß die Keimung der Laubmoos-

sporen durch die Reaktion der Lösung beeinflußt wird und zwar bei verschiedenen Moosarten in verschiedener Weise. Ich versuchte, zwischen diesem Verhalten und dem Standort der betr. Arten eine Beziehung aufzustellen und fand, daß die Sporenkeimung von Arten, die gleiche oder sehr ähnliche Böden bewohnen, durch die Reaktion der Lösung im gleichen Sinne beeinflußt wird.

Die Beziehungen, die sich hier ergaben, waren der Art, daß alle die Moose, die kalkhaltiges Gestein meiden, die saure oder neutrale Reaktion vorziehen, während die übrigen Moose, die auf kalkhaltigem Gestein leben oder doch wenigstens nicht auf kalkfreies beschränkt sind, durch alkalische Reaktion zur Keimung angeregt werden. Diejenigen Moose, die auf Kalkgestein angewiesen sind, zeigen ausgesprochenes Bedürfnis nach alkalischer Reaktion, die auf Moorboden wachsenden nach saurer Reaktion.

Wie schon erwähnt wurde, stehen diese hier aufgedeckten Beziehungen wiederum im Zusammenhang mit der Reaktion der Gesteine, auf denen die betr. Moosarten vorkommen. Um dies klarzulegen, wurde die Reaktion einzelner Gesteine und Böden geprüft. Die hierbei angewandte Methode war folgende: Die Gesteine wurden in einem eisernen Tiegel möglichst fein pulverisiert, von diesem Gesteinspulver je 10 gr abgewogen und mit 100 ccm dest. Wasser kalt aufgeschlemmt, wiederholt durchgeschüttelt und darauf etwa einen Monat in Standgefäßen stehen gelassen. Vor dem Filtrieren wurde nochmals durchgeschüttelt. Eine wahrscheinlich durch kolloidale Lösung hervorgerufene Trübung einiger Filtrate wurde vergeblich durch mehrmaliges Filtrieren zu beseitigen gesucht und daher vernachlässigt. Von diesen Lösungen wurden je 3 ccm in möglichst gleichweite und gleichhelle Reagenzgläser gegossen, die je 2 ccm verdünnter Lackmuslösung enthielten. Zum Vergleich wurden in einem Reagenzglase 2 ccm verd. Lackmuslösung mit 3 ccm dest. Wasser aufgefüllt. Nach der Stärke der Färbung wurden die einzelnen Reagenzgläser in einer Reihe angeordnet und wurde hierbei folgende Gruppierung gewählt:

Reaktion	Bodenart
sauer	Sphagnum-Polster, Moorhumus und Humus von granitischem Gestein
neutral	Porphyr und Buntsandstein
schwach alkalisch	Granit
stark alkalisch	Schiefer, Marmor und Muschelkalk

Bemerkenswert an diesen Ergebnissen ist, daß alle Gesteine, auch die sogenannten sauren Gesteine, d. h. solche, die mehr als 55 % Kieselsäure enthalten, neutrale oder alkalische Reaktion zeigen. Die saure Reaktion tritt nur dort auf, wo entweder Humus- bezw. Sphagnumlagen vorhanden sind[1]) oder wo durch die Stoff-

[1]) Ramann (20) unterscheidet: 1. Absorptiv ungesättigte Böden (bisher „saure“ Böden). Es sind Böden humider Gebiete, reich an Humus oder

wechseltätigkeit der Bodenbakterien ein Überschuß an Säure entstanden ist. Nach Ramanns (19) Angaben ist freilich die Einschränkung zu machen, daß der Humus auf stark kalkhaltigem Gestein nicht diese saure Reaktion zeigt, da hier die Säuren durch die in Kalkgestein reichlich vorhandenen Basen neutralisiert werden. Hierdurch erklärt sich auch das ausnahmsweise Vorkommen kalkfeindlicher Moose in Kalkgebieten, indem diese Arten hier auf mit Humus bedecktem Boden gedeihen. Als Beispiel dafür mag erwähnt werden, daß ich im unteren Sefinental bei Mürren ein so ausgesprochen kalkfeindliches Moos wie *Sphagnum* in dem dortigen eocänen Kalkgebiet angetroffen habe, und zwar auf einer Humusdecke, die dem Kalk in etwa 5—10 cm dicker Schicht auflag.

Daß nun außer der Reaktion der Böden auch der Gehalt an löslichen Verbindungen von wesentlicher Bedeutung für die Verbreitung der Moosarten sein kann, ist anzunehmen und bei den Keimungskulturen in diesen Bodenfiltraten zu berücksichtigen. Diese Kulturen stellen den Versuch dar, das Verhalten der Moossporen in den Bodenfiltraten mit ihrem natürlichen Vorkommen zu vergleichen. Ein solcher Versuch ließ natürlich von vornherein keine vollkommene Übereinstimmung erwarten, da ja die Gesteinsfiltrate schließlich nicht die gleichen Bedingungen zur Keimung darbieten wie die Böden in der Natur. Vermutlich werden noch physikalische Bedingungen bei der Keimung auf den Böden mitsprechen. Aber auch chemisch werden sich in der Natur etwas andere Bedingungen ergeben als im Experiment. Denn erstens steht in der Natur ein Wasser zur Verfügung, das verschieden reich an Kohlensäure ist und dadurch eine verschieden starke salzlösende Wirkung hat. Dieser Umstand ist im Experiment nicht genau nachzuahmen, da man diesen veränderlichen Kohlensäuregehalt kaum wird feststellen können. Ferner ist zu bedenken, daß in der Natur neben dem lösenden kohlensäurehaltigen Wasser noch Pflanzensäuren zugegen sein können. Diese werden entweder von den Wurzeln ausgeschieden oder rühren von abgestorbenen Wurzelhaaren her. Auch die von Bakterien produzierten Säuren und die Veränderungen in den Böden durch Flechten und Pilze wären zu berücksichtigen. Jedenfalls sieht man schon aus dieser kleinen Zusammenstellung unkontrollierbarer oder schwer kontrollierbarer Faktoren, daß die Bedingungen des hier benutzten Gesteinsfiltrats von denen des anstehenden Gesteins oder der Bodenart ziemlich weit verschieden sein können. Immerhin erwiesen sich diese Versuche nicht als überflüssig; denn sie zeigen, von einigen noch zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, eine Abhängigkeit der Keimung von der Reaktion der Gesteinsfiltrate in Übereinstimmung mit den früheren Versuchen.

In der folgenden Übersicht bedeutet das Zeichen + normale Keimung, ++ besonders kräftige Keimung, (+) sehr schwache

kolloidem Ton. 2. Absorptiv gesättigte Böden a) neutral reagierende Böden, die jedoch wenig stabil sind; b) alkalische Böden. Hierher gehören die meisten Böden arider Gebiete und ferner sehr viele in guter Kultur befindliche Ackerböden.

Keimung, — keine Keimung. Das Zeichen 0 bedeutet, daß mit der betr. Lösung kein Versuch gemacht wurde.

Art	Standortsangaben nach Rabenhorst	Filtrate von					
		Moor-humus	Granit-humus	Bunt-sand-stein	Por-phyr	Granit	Mu-schel-kalk
Sphagnum cymbifolium	Moore	+	+	(+)	+	—	—
Polytrichum commune	Waldboden	+	+	+	+	(+)	—
	Kalk meidend						
Polytrichum piliferum	kieseliger Boden	+	+	+	+	(+)	—
Pogonatum aloides	„ „	+	+	+	+	(+)	(+)
Pogonatum urnigerum	„ „	+	+	++	+	+	(+)
Tetraphis pellucida	kalkfreie Felsen	—	+	++	0	(+)	—
Hedwigia ciliata	kalkfr. Gesteine	+	+	+	+	+	(+)
Racomitrium heterostichum	kalkarme „	+	++	(+)	+	+	—
Bartramia pomiformis	„ Erde	++	+	+	0	(+)	(+)
Bartramia Halleri	„ Gesteine	+	(+)	—	+	(+)	(+)
Mnium hornum	niemals auf Kalk	+	+	+	+	+	+
Barbula subulata	auf allen Gestein.	+	++	++	0	+	(+)
Brachythecium Starkei	kieselige „	+	+	+	+	+	+
Hypnum cupressiforme	auf allen Gestein.	(+)	+	+	+	+	(+)
Hylocomium loreum	Humus	+	+	+	++	+	(+)
Dicranum scoparium	Wälder	(+)	++	+	+	(+)	+
Rhynchostegium rusciforme	in Gewässern	+	+	+	+	+	+
Brachythecium velutinum	alle mögl. Substr.	+	+	+	+	+	+
Orthotrichum diaphanum	Bäume, Steine	+	+	+	+	+	+
Funaria hygrometrica	alle mögl. Substr.	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Bryum caespiticium	„ „ „	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Barbula muralis	„ „ „	+	+	+	+	+	+
Hypnum commutatum	kalkhalt. Gestein	(+)	+	+	+	+	+
Plagiopus Oederi	Kalkfelsen	+	+	++	+	+	+
Grimmia pulvinata	auch auf Kalk	(+)	(+)	++	+	+	++
Orthotrichum saxatile	kalkhalt. Gestein	(+)	—	(+)	—	—	++

Anmerkung: Die Einteilung der Arten in 3 Gruppen findet ihre Erklärung bei der Besprechung der Versuche über den Einfluß der Reaktion auf Seite 368 und 369.

Bei Betrachtung der tabellarischen Übersicht ist zunächst wohl am auffallendsten, daß einige Arten in allen Lösungen vollkommen gleichmäßig keimen. Kleine Unterschiede bestanden freilich in der Keimung auf den verschiedenen Lösungen, könnten aber wegen ihrer Geringfügigkeit außer Acht gelassen werden. Die gleichmäßig gut keimenden Arten sind nun entweder solche Arten, die an feuchten Standorten stehen, oder solche, die in der Natur kein Gestein besonders bevorzugen. Zu den Feuchtigkeit liebenden Moosen gehört *Mnium hornum, Rhynchostegium rusciforme, Hypnum commutatum* und *Plagiopus Oederi.* Allgemein verbreitet sind *Brachythecium Starkei, Br. velutinum, Orthotrichum diaphanum* und *Barbula muralis.* Bei *Hypnum commutatum* ist zu bemerken, daß es als typisches Kalkmoos nur sehr schwach auf Moorhumusfiltrat keimt, dagegen recht kräftig in allen anderen Gesteinsfiltraten.

Wie es kommt, daß *Mnium hornum* auch auf Muschelkalkfiltrat gut keimt, obwohl es nach Rabenhorsts Standortsangaben niemals auf Kalk vorkommen soll, konnte nicht aufgeklärt werden. Hier werden wohl in der Natur neben chemischen noch physikalische Bedingungen mitsprechen, vielleicht auch das Verhalten des erwachsenen Moospflänzchens.

Bei Vergleichung der Keimung der zehn ersten angeführten Arten, die kalkmeidend sind, und den beiden zuletzt angeführten fällt auf, daß die kalkmeidenden Arten in dem kalkreichen und stark alkalisch reagierenden Filtrat von Muschelkalk garnicht oder nur sehr schwach keimen, während sie auf Moor- und Granithumus gut keimen. Ausnahmen sind *Tetraphis pellucida*, das auf Moorhumus nicht, und *Bartramia Halleri*, das nur schwach auf Granithumus keimte. Im Gegensatz dazu zeigen fast alle Arten, die auf Kalk vorkommen oder auf diesen angewiesen sind, gute Keimung im Muschelkalkfiltrat. Bei *Grimmia pulvinata* ist schwache Keimung vorhanden auf den beiden Humusfiltraten, bei *Orthotrichum saxatile* auf Moorhumus schwache, auf Granithumus gar keine Keimung. Beide Arten kommen ja auch stets auf dem bloßen Felsen vor, niemals auf einer Humusdecke. Die schwache Keimung von *Hypnum commutatum* auf Moorhumus war schon erwähnt worden; hier liegt wohl lediglich ein Einfluß der Reaktion vor, da es sonst allgemein gut keimt. Das Kalkmoos *Plagiopus Oederi* zeichnete sich durch allgemein gute Keimung aus; es kommt an feuchten Standorten vor, was mit dem schon oben Gesagten übereinstimmt. Wie man diese allgemein gute Keimung der an feuchten Standorten stehenden Arten zu erklären hat, ist ungewiß.

Die übrigen untersuchten Arten zeigten kein deutliches Ergebnis; es waren dies außerdem auch Arten, die keine besondere Bodenart bevorzugen. Die Ergebnisse im einzelnen zu erläutern, hat wenig Wert, da ja, wie immer wieder hervorgehoben werden muß, auf diese Versuche durchaus kein großes Gewicht für die Erklärung der Verbreitung der Arten gelegt werden kann.

Es soll jetzt untersucht werden, inwieweit die Verbreitung der Moose von der sauren oder alkalischen Reaktion der Böden abhängt. In den Tabellen, die ich der besseren Übersicht wegen hier folgen lasse, soll die Reihenfolge der Arten innerhalb einer Gruppe keine graduellen Unterschiede ausdrücken.

I. Gruppe. Moose, die zur Keimung auf sauer reagierende Lösung angewiesen sind.

Art	Standort [1]	Standort nach Rabenhorst
Sphagnum cymbifolium	Moor	Moore, Sümpfe
Polytrichum commune	Buntsandstein	feuchter Waldboden } Kalk meidend
Polytrichum piliferum	"	kieseliger Boden } Kalk meidend
Pogonatum aloides	"	kieseliger, kalkarmer Boden
Pogonatum urnigerum	Gneis	" Boden
Tetraphis pellucida	Buntsandstein	kalkfreie Felsen, modernde Stämme
Dicranella heteromalla	Buntsandstein und Gneis	kalkfreier, kieseliger Boden

[1]) Standort, von dem ich die Arten gesammelt habe.

Die Keimung einzelner Arten dieser Gruppe in alkalischer Lösung ist zwar möglich, aber schwach. Die entwickelten Keimschläuche hören in der Weiterentwicklung bald auf, während die in saurer Lösung entstandenen Protonemen kräftig grün sind und auch deutliche Weiterentwicklung zeigen.

Bezüglich der Standorte ist zu bemerken, daß diese Arten, wenigstens die *Polytricha*, stets auf Gesteinsgrus vorkommen, nicht auf dem festen unzersetzten Gestein selbst. Jedenfalls ist in dieser Gruppe eine vollkommene Übereinstimmung vorhanden zwischen Standort und Keimung erregender Reaktion; denn sämtliche Gesteine und Bodenarten zeigen nur saure, höchstens neutrale Reaktion.

II. Gruppe. Moose, die in alkalischer und auch in saurer Lösung zu keimen vermögen.

Art	Standort[1]	Standort nach Rabenhorst
Hylocomium loreum	Granithumus	Humus und Lehmboden
Hypnum Schreberi	Granithumus	Waldboden, Wiesen
Hypnum cupressiforme	Gneis	alle möglichen Substrate
Brachythecium velutinum	Baumstumpf	Erde, Steine, Bäume
Rhynchostegium rusciforme	Porphyr	in fließenden Gewässern
Mnium punctatum	—	auf allen Gesteinen
,, *hornum*	Gneis	kieselreiche Felsen, niemals Kalk
,, *undulatum*	Granitporphyr	auf allen Gesteinen
,, *rostratum*	Gneis	auf allen Gesteinen
Racomitrium heterostichum	Granit	kalkfreie oder kalkärmste Gesteine
,, *lanuginosum*	Granit	zersetztes Gestein, auch auf mit Humus bedecktem Kalk
Barbula subulata	Basalt u. Granitporphyr	auf allen Gesteinen
Bartramia pomiformis	Buntsandstein	kalkfreie oder kalkarme Erde
,, *Halleri*	Gneis	kalkarme Gesteine, auch auf mit Humus bedecktem Kalk
Bryum argenteum	Lehm	Ausstiche, Felsen
Dicranum scoparium	Porphyr u. Gneis	Wälder
Hedwigia ciliata	Granit	Gestein aller Art, doch nicht auf Kalk

Die Arten dieser Gruppe sind fast sämtlich Bewohner der sogenannten sauren Gesteine, d. h. der kieselsäurereichen Urgesteine. Entweder kommen sie direkt auf dem Felsen vor oder auf einer diesen bedeckenden Humusschicht. Die Reaktion dieser Böden wird also schwach sauer bis schwach alkalisch sein. Einzelne Arten kommen auch auf mit Humus bedecktem Kalk vor; hier wird jedoch die starke Alkalität des Gesteines durch die sogenannte Humussäure aufgehoben.

III. Gruppe. Moose, die auf alkalische Reaktion angewiesen sind, um keimen zu können, und die auch in schwacher Säure keine Vorbereitungen zur Keimung zeigen, sogar vielfach absterben.

[1]) Standort, von dem ich die Arten gesammelt habe.

Art	Standort[1]	Standorte nach Rabenhorst
Hypnum molluscum	Kalk	kalkhaltiges Gestein
Hypnum commutatum	„	„ „
Barbula muralis	„	
Funaria hygrometrica	„	allgemein verbreitet
Bryum caespiticium	—	„ „
Orthotrichum saxatile	Kalk	kalkhaltiges Gestein
Grimmia pulvinata	„	trockne Felsen, auch auf Kalk
Plagiopus Oederi	„	feuchte Kalkfelsen

Die hier angeführten Arten kommen, wie die Tabelle zeigt, teils auf Kalkgestein vor, teils sind sie nach den Angaben der Floren allgemein verbreitet. Die Bezeichung „allgemein verbreitet" soll hier ausdrücken, daß die betreffenden Arten nicht auf besondere Böden angewiesen sind, sondern auf allen möglichen Substraten vorkommen. Zu bemerken ist jedoch, daß nach meinen Beobachtungen die sauer reagierenden Böden auszuschließen sind, da die drei in Betracht kommenden Arten weder auf Humus, noch in Gesellschaft von *Sphagnum* gefunden wurden.

An dieser Stelle mögen auch einige Beobachtungen Pfeffers (16) über Standortsverhältnisse der Moose mitgeteilt werden, die er in den rhätischen Alpen gemacht hat. Im oberen Rheintal fand Pfeffer (16) auf Granitblöcken ein kalkliebendes Moos, *Grimmia anodon*. Bei der näheren Untersuchung zeigte sich, daß der an dem Moosräschen hängende Detritus bei Behandlung mit Säuren aufbrauste, also kohlensauren Kalk enthielt.

Im Berninaheutal beobachtete er, daß einige Kieselmoose, z. B. *Grimmia mollis, Gr. unicolor* und *Rhacomitrium aciculare*, die hier an überrieselten kieselhaltigen Felsen wuchsen, genau nur soweit reichten, als das überrieselnde Wasser noch kein Kalkgestein zu passieren gehabt hatte. An den Stellen, wo das überrieselnde Wasser vorher über Kalkgestein geflossen war, fehlten die genannten Arten bei sonst gleichen Vegetationsverhältnissen.

Auf Gesteinen von verschiedener Zusammensetzung, aber von gleicher Reaktion wird für die Verbreitung der Arten die Konkurrenz mit verschiedenen Moosarten und mit anderen Pflanzen von Wichtigkeit sein. Nach Pfeffer (16) ist es dadurch möglich, daß eine Pflanzenart, die in einem bestimmten Gebiet eine Bodenart besonders bevorzugt, in einem anderen Gebiet einem ganz anders zusammengesetzten Substrat angehört.

Erwähnt sei endlich noch ein Versuch, der angestellt wurde, um zu entscheiden, ob die Sporen einer Art, die auf eine bestimmte Reaktion der Nährlösung angewiesen sind, aber in die entgegengesetzt reagierende Lösung gebracht wurden, bei späterer Umkehrung der Reaktion sofort keimen.

Es wurden hierzu zwei Arten benutzt, die ausschließlich auf saurer, resp. basischer Lösung zu keimen vermögen, nämlich *Funaria hygrometrica* und *Polytrichum commune*. Die Funaria-Sporen, die

[1]) Standort, von dem ich die Arten gesammelt habe.

nur in alkalischer und neutraler Lösung keimen, wurden in saure Lösung ausgesät, die Sporen von *Polytrichum,* die auf saures Substrat angewiesen sind, in alkalische Lösung. Sobald in der Kontrollkultur die Funaria-Sporen in der alkalischen, die Polytrichum-Sporen in der sauren Lösung gekeimt hatten, wurde die Reaktion der entgegengesetzt reagierenden Lösungen, in denen noch keine Keimung erfolgt war, durch Zufügen der doppelten Menge von alkalischer, resp. saurer Lösung, umgekehrt. Das Resultat war, daß alsbald die bisher nicht gekeimten Sporen normal auskeimten, wenn auch etwas verzögert, was wohl auf eine geringe Schädigung der Sporen durch die die Keimung verhindernde Reaktion zurückzuführen ist. Dagegen keimten Funaria-Sporen, die in saurer, und Polytrichum-Sporen, die in alkalischer Lösung dauernd blieben, gar nicht, selbst nicht nach 14 Tagen. Der Einfluß der Reaktion des Nährsubstrates auf die Sporenkeimung scheint mir damit endgültig bewiesen.

Anhangsweise sei hier noch eines Versuches gedacht, den v. Schönau (22) kürzlich ausgeführt hat. Er fand, daß *Polytrichum strictum,* das im Hochmoor neben den Torfmoosen gedeiht, mehr Säure verträgt als das hauptsächlich in Wäldern wachsende und nur zuweilen ins Hochmoor vordringende *Polytrichum commune.*

Zusammenfassend können wir sagen, daß einmal die einzelnen Moosarten sich in verschieden reagierenden Lösungen verschieden verhalten, und daß dieses unterschiedliche Verhalten in Beziehung steht zu der Reaktion der Böden, auf denen die betreffenden Arten vorkommen. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß für die Verbreitung der Moose die Reaktion der Böden ein wichtiger Faktor ist.

Kapitel IV.

Einfluß des Kalkes auf die Keimung.

Zur Entscheidung der Frage, inwieweit der Kalkgehalt für die Verbreitung der Arten — speziell für das gesonderte Auftreten einiger typischer Kiesel- resp. Kalkmoose — in Betracht kommen kann, wurden folgende Versuche gemacht: Zunächst wurden die Sporen in destilliertes Wasser und in Leitungswasser ausgesät; letzteres war stark kalkhaltig, es fielen z. B. bei Zugabe von Oxalsäure oder Natronlauge sofort dicke Flocken von Kalziumoxalat oder -hydroxyd aus. Da jedoch die Möglichkeit vorhanden war, daß eventuell auch Metalle, aus den Leitungsrohren stammend, zugegen sein und die Keimung beeinflussen konnten, wurden zur Kontrolle Versuche in verschieden konzentrierten Kalklösungen angesetzt. Zu diesem Zwecke wurden 1 g $CaCO_3$ [gefällter kohlensaurer Kalk von Merck] in 1 Liter destilliertes Wasser gegeben und dann während einiger Stunden Kohlensäure eingeleitet, die im Kippschen Apparat durch Einwirkung von Salzsäure auf Marmor erzeugt wurde. Darnach wurde der nicht gelöste, resp. nicht in $CaH_2(CO_3)_2$ umgewandelte Teil des $CaCO_3$ abfiltriert und die so

erhaltene Lösung des Kalziumbikarbonats auf das zehn-, hundert- und tausendfache verdünnt. Um eventuell ein normales Protonemawachstum zu ermöglichen, wurde zu diesen Lösungen neutrale Nährlösung im Verhältnis 1 : 1 hinzugegeben. Diese hatte die gleiche Konzentration wie die bei den Versuchen über den Einfluß der Reaktion verwendete Nährlösung.

Die meisten Versuche zeigten nun deutlich die hemmende Wirkung des Kalkes, wie dies auch schon Treboux (25) festgestellt hatte, als er Versuche mit destilliertem und Leitungswasser machte. Er fand nämlich, daß die Keimung im destillierten Wasser besser vor sich geht, und schrieb dies dem hemmenden Einfluß des hohen $CaCO_3$-Gehalts des Leitungswassers zu.

Die Resultate der Keimungsversuche in diesen Kalklösungen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die dabei verwendeten Zeichen haben folgende Bedeutung: — keine Keimung, (+) ganz schwache Keimung, + normale Keimung. In der Rubrik über das Verhalten der Sporen bei zunehmender Verdünnung der Kalziumbikarbonatlösung wurden folgende Zeichen verwendet; < Zunahme des Protonemawachstums, —< sehr starke Zunahme, = kein deutlicher Einfluß, > Abnahme des Protonemawachstums. Die Arten wurden angeordnet nach den im vorigen Kapitel erwähnten drei Gruppen, um eine nochmalige Wiederholung der Standortsangaben zu ersparen.

Art	dest. Wasser	Leitungs-Wasser	$CaH_2(CO_3)_2$-Lösung + neutrale Nährlösung	
			konzentrierte $CaH_2(CO_3)_2$-Lösung	zunehmende Verdünnung der $CaH_2(CO_3)_2$-Lösung
Polytrichum commune	+	—	—	—<
„ *piliferum*	—	—	—	—<
Pogonatum urnigerum	(+)	—	(+)	<
Tetraphis pellucida	(+)	—	—	—<
Dicranella heteromalla	—	—		
Pogonatum aloides	—	—	(+)	—<
Hypnum cupressiforme			—	<
Brachythecium velutinum	+	—	(+)	—<
Mnium hornum	+	+	+	—<
„ *undulatum*	+		—	—<
Bartramia pomiformis	+	—	(+)	—<
Rhynchostegium rusciforme	(+)	(+)	(+)	<
Dicranum scoparium	(+)	(+)	(+)	—<
Barbula subulata	—	—	+	—<
Hedwigia ciliata	(+)	—		
Racomitrium heterostichum	(+)	—	—	<
Hypnum Schreberi	—	—	+	=
Brachythecium Starkei	(+)	—	+	—<
Funaria hygrometrica	(+)	(+)	(+)	—<
Hypnum commutatum	(+)	+		
Bryum caespiticium	(+)	(+)	+	=
Orthotrichum saxatile	—	—	+	>
Barbula muralis	(+)	—	+	>
Plagiopus Oederi	—	(+)	+	=

Vergleicht man diese Tabelle mit den Ergebnissen des vorigen Kapitels, so erkennt man hier eine ähnliche Beziehung zwischen Standort und Einfluß kalkhaltiger Lösungen wie zwischen Standort und Einfluß der Reaktion. Die „Säuremoose", d. h. diejenigen, die nur auf sauer reagierenden Substraten vorkommen und die sauer reagierende Nährlösung bevorzugen, keimen fast niemals in Leitungswasser und fast gar nicht in konzentrierter $CaH_2(CO_3)_2$-Lösung. Bei zunehmender Verdünnung der Kalklösung ist bei ihnen eine deutliche Zunahme der Keimung zu konstatieren. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die Arten, die vorzugsweise in neutraler oder schwach alkalischer Nährlösung gedeihen. Sie kommen fast sämtlich nur auf kalkfreien oder doch sehr kalkarmen Gesteinen vor. Anders ist dies bei der Gruppe von Moosen, die auf kalkhaltige Böden angewiesen sind und in der Kultur ein ganz ausgesprochenes Bedürfnis nach alkalischer Reaktion zeigen. Hier finden wir sowohl in Leitungswasser als in konzentrierter Kalklösung Keimung. Bei zunehmender Verdünnung der Kalklösung zeigen zwei Arten, nämlich *Bryum caespiticium* und *Plagiopus Oederi* ein indifferentes Verhalten, während zwei Arten sogar eine gewisse hohe Kalkkonzentration zu verlangen scheinen, da sie mit zunehmender Verdünnung der Kalklösung weniger gut keimen. Für *Plagiopus Oederi* ist es noch sehr charakteristisch, daß es in Leitungswasser keimt, während die Keimung in destilliertem Wasser unterbleibt. Da dieses Moos auch in starker Kalziumbikarbonatlösung keimt, zeigt es aufs deutlichste an, daß es zur Keimung auf das Vorhandensein von Kalk angewiesen ist. Dasselbe wird auch für die übrigen Kalkmoose gelten.

Funaria hygrometrica zeigt mehr das Verhalten der zweiten Gruppe, ist ja auch nicht auf Kalk angewiesen. An diesem Beispiel sieht man, daß zwischen den einzelnen Gruppen von Arten vielfach Übergänge vorhanden sind. Dennoch wird das hier geschilderte Verhalten der Moossporen in Kalklösungen wesentlich mit beitragen zur Erklärung der Verbreitung der Arten auf den verschiedenen Böden. Einmal wird der Kalk auf die „Säuremoose" direkt schädlich wirken und gar keine Keimung zulassen. In anderen Fällen wird der hohe Kalkgehalt zwar vertragen, aber die Protonemaentwicklung bleibt kümmerlich und es können solche Arten dann leicht überholt werden von anderen, die den Kalk sehr gut vertragen oder ihn direkt nötig haben zur Keimung.

Die Frage, ob das Kalzium als solches den oben geschilderten Einfluß hat oder nur die durch die Anwesenheit des Kalziumkarbonats bedingte alkalische Reaktion, kann nach den im vorigen Kapitel erwähnten Versuchen mit verdünnter Lauge dahin entschieden werden, daß die alkalische Reaktion das maßgebende ist. So keimte z. B. *Orthotrichum saxatile* sowohl in alkalischer Nährlösung als in verdünnter Lauge, zeigte also dadurch an, daß es keine besonderen Ansprüche auf Nährsalze machte; wenigstens war in den beiden Kulturen kein Unterschied in der Protonemaausbildung zu erkennen. Da im destillierten Wasser keine Keimung erfolgt,

wohl aber bei Zusatz von Kalilauge, und auch in stark kalkhaltigem Wasser gute Keimung eintritt, kann geschlossen werden, daß für das Verhalten auf Böden mit wechselndem Kalziumkarbonatgehalt die alkalische Reaktion den maßgebenden Einfluß ausübt.

Außer der hier gezeigten Abhängigkeit der Keimung von der Reaktion des Standortes resp. dessen Gehalt an kohlensaurem Kalk, muß noch der Einfluß des Kalkes auf die sich weiter entwickelnde Moospflanze berücksichtigt werden. In der Mehrzahl der Fälle wird zwar eine solche Entscheidung nicht mehr stattzufinden haben, da die Unterschiede in den Keimungen auf den verschiedenen Böden schon hinreichend die Arten sondern werden. Für einige schnell keimende Arten, die scheinbar auf allen möglichen Substraten zu keimen vermögen, wird jedoch das Verhalten der entwickelten Formen, sei es Protonema oder die junge Pflanze selbst, in Betracht zu ziehen sein. So ist z. B. *Mnium hornum* nach Rabenhorsts Standortsangaben niemals auf Kalk zu finden, und trotzdem keimt es ebensogut in stark kalkhaltigen Lösungen wie im destillierten Wasser.

Angaben über das Verhalten der erwachsenen Moospflanzen gegenüber dem Kalkgehalt resp. der alkalischen Reaktion finden sich in der Literatur nur bei Paul (15) und v. Schönau (22). Ersterer hat 8 Spezies *Sphagna* in Wasser kultiviert, das kohlensauren Kalk in verschiedenen Konzentrationen enthielt, und fand, daß alle 8 Arten abstarben. Nach v. Schönau sind die Polytrichaceen in gleicher Weise wie die *Sphagna* gegen Alkalien sehr empfindlich. Bei sehr starker Alkaleszenz gehen die Pflanzen zu Grunde. Da auch eine Keimung von Sphagnum-Sporen in alkalischer Flüssigkeit garnicht, von Polytrichum-Sporen kaum vor sich geht, so ist wohl die Annahme berechtigt, daß sich sämtliche Entwicklungsstufen der Moose dem Kalkgehalt resp. der Alkaleszenz gegenüber gleichsinnig verhalten werden.

Kapitel V.

Kalkausscheidung.

Obwohl die hier mitzuteilenden Beobachtungen nicht die Keimung betreffen, wurden sie doch eingeschoben, weil sie Erweiterungen bringen zu der früher aufgeworfenen Frage über den Einfluß des Kalkgehalts der Böden auf die späteren Entwicklungsstadien der Moospflanze.

Ich bemerkte zufällig an den Blattspitzen einiger Moosarten, die zwecks Ausreifung der Sporen kultiviert wurden, weißliche bis gelbbräunliche Anhäufungen von kleinen Kristallen, die dem hexagonal-rhomboedrischen System angehören und als Kalziumkarbonatkristalle bestimmt wurden.

Bei einer genauen Durchsicht der kultivierten Arten zeigte sich, daß nicht alle Arten, trotz gleicher Behandlung, solche An-

häufungen von Kalkkristallen aufweisen. Das Ergebnis dieser Durchsicht mag die folgende Tabelle bringen.

I. Mit Kalkanhäufung.

Art	Standort nach Rabenhorst
Polytrichum commune	sandig-toniger, kalkfreier
Pogonatum aloides	kieseliger, kalkfreier
Catharinea undulata	Heiden, Laubwaldboden[1])
Dicranum scoparium	allgemein verbreitet[1])
Dicranella subulata	kalkfreier
„ *heteromalla*	„
Bartramia pomiformis	„ oder kalkarmer
„ *Halleri*	„ „ „

II. Ohne Kalkanhäufung.

Art	Standort nach Rabenhorst
Mnium punctatum	auf allen Gesteinen vorkommend
Barbula subulata	
Funaria hygrometrica	
Ceratodon purpureus	
Bryum argenteum	
Hypnum cupressiforme	
Brachythecium velutinum	
Rhynchostegium rusciforme	

Vergleicht man die Standorte der in den beiden Gruppen stehenden Arten, so findet man, daß die Arten mit Kalkanhäufung in der Natur auf kalkfreie Böden angewiesen sind, während Arten, die auf kalkhaltigen Böden vorkommen oder keine besondere Bodenart bevorzugen, eine solche Anhäufung nicht zeigen. Demnach ist die hier beobachtete Erscheinung scharf zu trennen von den Inkrustationen, die die ganze Moospflanze überziehen und nur an kalkliebenden Arten auftreten. Solche Moose wachsen an Felsen, die von stark kalkhaltigem Wasser überrieselt werden. Inkrustationen dieser Art wurden beobachtet von Unger (26) an *Hypnum commutatum* und *Gymnostomum curvirostrum*. Pfeffer (17) führt außerdem noch an *Eucladium verticillatum* und *Trichostomum tophaceum*.

Die hier beobachtete Anhäufung von Kalkkristallen hat mit den Kalkinkrustationen schon deshalb nichts gemein, weil sie auf die Blattspitzen beschränkt ist. Aus diesem Grunde ist auch nicht anzunehmen, daß wir es hier mit einer Folge der CO_2-Assimilation zu tun haben. Auch eine kapillare Aufsaugung des

[1]) *Catharinea undulata* und *Dicranum scoparium* wurden von Gneis gesammelt.

Wassers durch die Blattspitzen, die ebenfalls das Auftreten von Kalkanhäufungen erklären könnte, kommt nicht in Betracht, weil die Blätter bei den später angeführten Versuchen garnicht mit den kalkhaltigen Lösungen benetzt wurden. Hier handelt es sich vielmehr um eine aktive Ausscheidung, die als Regulativ gegen den an sich schädlichen Kalkgehalt der Lösung resp. des Bodens betrachtet werden kann. Die betreffenden Arten fördern auf diese Weise einen schädlichen Stoff aus ihren Bahnen.

Über die physiologischen Verhältnisse wurden noch folgende Versuche angestellt. Ich setzte in kleine Gefäße eine bestimmte Anzahl von Polytrichum-Pflänzchen ein und hielt den einen Teil der Kulturen dunkel unter sonst gleichen Bedingungen. Die Gefäße wurden jeden zweiten Tag neu aufgefüllt mit folgenden Lösungen: Destilliertes Wasser, Leitungswasser, Lösungen von $CaH_2(CO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$ und $CaCl_2$, und zwar in verschiedenen Verdünnungen zu 0,1 %, 0,01 % und 0,001 %. Kalkausscheidung zeigten nur die im Leitungswasser gewachsenen Pflänzchen, und zwar, wie schon oben erwähnt, sowohl die hell wie die dunkel gehaltenen Kulturen. In den übrigen Kalziumsalzlösungen trat dagegen keine Sekretion auf. In den stärkeren Konzentrationen zeigten die Blätter eine gelbe oder braune Verfärbung, zuweilen auch eine Zusammenkräuselung an den Gipfelteilen der Sprosse. Außerdem hörte hier das Wachstum auf, wie im Vergleich mit den Kulturen in destilliertem Wasser festgestellt werden konnte. Zuweilen trat auch in den Kulturen mit Leitungswasser eine schwache Braunfärbung der Blattspitzen ein. Die Erscheinung der Braunfärbung der Blätter fand auch Goebel (6): *Polytrichum commune* erhielt in Leitungswasser schwarze Blätter, während der Sproß weiterwuchs und nun grünbleibende, dem Wasserleben angepaßte Blätter ausbildete. Näher untersucht wurde diese Braunfärbung durch v. Schönau (22); er fand, daß sie in allen alkalisch reagierenden Flüssigkeiten auftritt und auf der Oxydation der in der Zellmembran enthaltenen Gerbstoffe beruht. Die Zellen der braun, resp. schwarz gefärbten Blätter blieben in seinen Versuchen, wenigstens eine Zeit lang, lebendig; sie enthielten normales Chlorophyll und Stärke, waren plasmolysierbar und zeigten die Fähigkeit, Protonemafäden zu entwickeln. In der Natur, wo nach dem Autor ebenfalls häufig eine Braunfärbung an Blättern von Polytrichaceen auftritt, soll die Oxydation der Gerbstoffe bedingt werden durch das Auftreten von Ammoniak, der sich unter dem Einfluß von Fäulnisbakterien entwickelt. Die auch v. Schönau (22) angegebene Tatsache, daß die Blätter schließlich doch zu Grunde gehen, mag in einer Giftwirkung liegen, in derselben Weise wie das für Lösungen eines einzelnen Salzes, z. B. von Magnesiumsalzen, auf chlorophyllhaltige Pflanzen durch Loew (11) gezeigt worden ist. Die weniger schädliche Wirkung des Leitungswassers dürfte also darauf beruhen, daß andere Salze, die ebenfalls darin gelöst sein werden, eine entgiftende Wirkung ausüben.

Die Kalkanhäufungen an den Blattspitzen zeigen sich zuweilen auch in der Natur, und man hat hier ebenfalls an eine Regulations-

tätigkeit der erwachsenen Pflanze zu denken. Im Kapitel über den Einfluß der Reaktion der Nährböden auf die Keimung haben wir gesehen, daß Keimung bei einzelnen sogenannten kalkfeindlichen Moosen auch in schwach alkalischer Lösung erfolgen kann. Sobald nun aus irgend einem Grunde keine Konkurrenz mit anderen Arten vorliegt, die auf diesen alkalischen Böden besser keimen und gedeihen, ist es wohl möglich, daß sonst kalkmeidende Arten auf kalkhaltigem Boden gedeihen. Der Überschuß an Kalk wird dann in der oben geschilderten Weise entfernt.

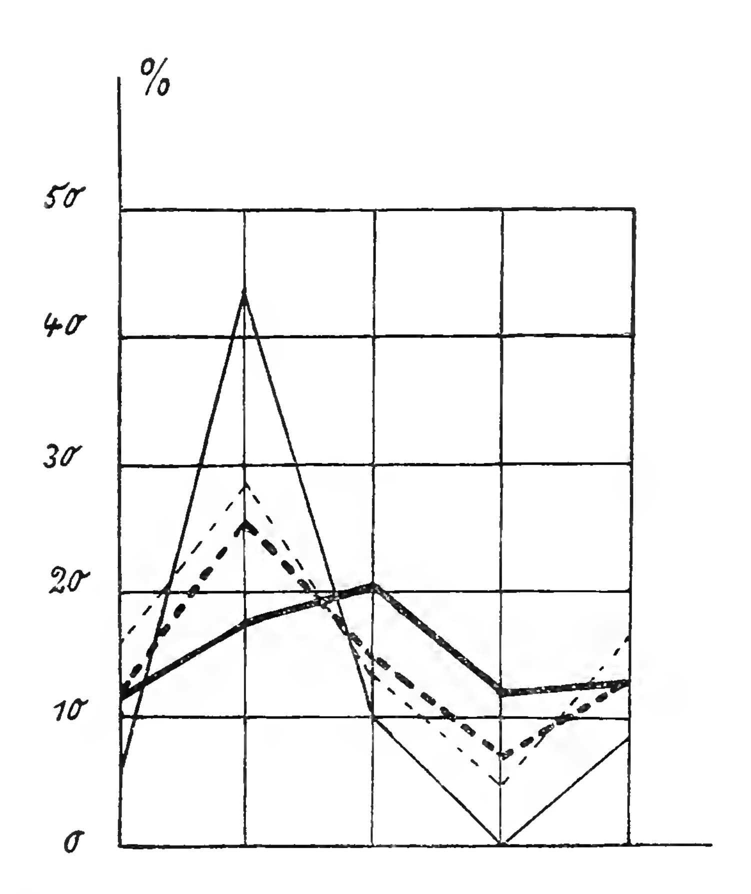
Kapitel VI.

Standort und Reifezeit.

Beim Einsammeln fruktifizierender Arten fiel mir auf, daß Moose an trockenen, sonnigen Standorten ihre Reifezeit im Frühling haben, vornehmlich in den Monaten April bis Juni, während Arten an weniger extremen Standorten keine bestimmte Jahreszeit in der Reife zu bevorzugen schienen. Es lag nahe, an eine Beziehung der Reifezeit zum Standort zu denken.

Um dieser Frage näherzutreten, mußte aber eine sehr viel größere Anzahl von Arten berücksichtigt werden, als zu den bisherigen Versuchen verwendet worden war. Ich benutzte dazu die Zusammenstellung von Grimme (7) und fügte hinzu Angaben über die Feuchtigkeitsverhältnisse der Standorte, wobei Rabenhorsts Kryptogamenflora benutzt wurde. Bei der Bewertung der dort angeführten Standorte hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse wurde angenommen, daß lichte Wälder, freie Erdplätze und Bäume als „mäßig trocken", Dächer, Mauern und sonnige Felsen als „extrem trocken" zu gelten haben. „Mäßig feucht" wurden Wiesen, schattige Wälder und Schluchten genannt, „extrem feucht" überrieselte und überspülte Felsen, Bachränder und Moore. Die in der Grimm'schen Tabelle enthaltenen Moose wurden nach diesen vier verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen ihrer Standorte geordnet. Aus der Zahl der in einem jeden Monat reifenden Arten wurden die Prozentzahlen der in den einzelnen Monaten reifenden Arten, bezogen auf die Zahl der in der ganzen Gruppe enthaltenen, berechnet. Auf Grund dieser Prozentzahlen wurden Kurven konstruiert, die die Verteilung der Reifezeiten der einzelnen Gruppen auf die Monate zeigten. Diese Kurven ergaben schon ein den beobachteten Verhältnissen ziemlich entsprechendes Bild. Sie zeigten jedoch vielfach Schwankungen, die dadurch hervorgerufen worden waren, daß die Angaben der Autoren über die Reifezeit der Sporen sehr verschieden sind, sobald eine Art während einer mehrere Monate umfassenden Periode zur Reife kommt. Grimme (7) gibt dafür mehrere Beispiele, von denen das über die Reifezeit von *Funaria hygrometrica* angeführt werden mag. Nach Limpricht

tritt Reife ein von Mai bis Juni, nach Milde im Sommer, nach v. Klinggräff von Frühjahr bis Herbst und nach Röll von Januar bis Dezember. Diese Unterschiede in den Reifezeiten einer Art werden wohl durch Standortsverhältnisse und klimatische Verschiedenheiten bestimmt werden. Die Schwankungen in den Kurven wurden nun dadurch ausgeglichen, daß nicht die Verteilung der Reifezeiten auf die Monate, sondern auf die Jahreszeiten zugrunde gelegt wurde. Bei der graphischen Darstellung wurden auf der Abscisse die Jahreszeiten, auf der Ordinate die Prozentzahlen der jeweils zur Reife kommenden Arten eingetragen.



Winter, Frühling, Sommer, Herbst, Winter.

——— extrem feucht. - - - - - mäßig feucht. - - - - - mäßig trocken.

-·-·-·- extrem trocken.

Bei Betrachtung der Kurven fällt sofort auf, daß Maximum und Minimum derjenigen Kurve, die die Reifezeit der Arten von extrem trockenen Standorten angibt, viel schärfer auseinandergehen als bei den anderen Kurven. Der Höhepunkt der Kurve fällt in den Frühling, der Tiefpunkt in den Herbst, wo er fast Null erreicht. Die Ausschläge sind am geringsten bei der „extrem feucht" Kurve; die übrigen vermitteln zwischen diesen Extremen. Mit der Zunahme der Feuchtigkeit des Standortes wird also die Verteilung der Reifezeiten auf das Jahr eine gleichförmigere, oder die Bevorzugung einer bestimmten Jahreszeit zur Reifung der Sporen wird immer geringer. Bemerkenswert ist noch, daß die „extrem feucht" Kurve ihren Höhepunkt nicht mehr im Frühjahr erreicht, sondern erst im Sommer, und daß im Sommer und Herbst

eine Zunahme der Zahl der reifenden Arten mit Zunahme der Feuchtigkeit des Standortes stattfindet.

Es liegt nahe, daran zu denken, daß die angegebene Verteilung der Reifezeiten mit der Feuchtigkeit der Böden im Zusammenhang steht. Was zunächst den jährlichen Gang der Niederschläge anlangt, so hat dieser nach Hann (8) im Binnenlande sein Maximum im Sommer, das Minimum im Winter. „Im allgemeinen nehmen die Frühjahrs- und Sommerregen landeinwärts zu, die Herbst- und Winterregen dagegen ab.“

Über den jährlichen Gang der Bodenfeuchtigkeit sagt Ramann (20) folgendes: „Verfolgt man die Wasserverteilung im Boden während der Vegetationszeit, so ergibt sich beim Erwachen der Vegetation eine rasche Abnahme des Wassergehaltes. Diese schreitet, wenn auch gemäßigt durch die reichlichen sommerlichen Niederschläge, fortwährend fort und im Herbste, in Mitteleuropa wohl übereinstimmend im September und Anfang Oktober, zeigen die Böden den geringsten Wassergehalt. In der kühleren Jahreszeit ist die Verdunstung wesentlich herabgesetzt. Die Abnahme der Temperatur, die hohe relative Feuchtigkeit der Luft und nicht am wenigsten das Erlöschen der Vegetation veranlassen ein Überwiegen der zugeführten Feuchtigkeit über die durch Verdunstung verbrauchte. Der Boden sättigt sich allmählich mit Wasser und erreicht in der Zeit von Februar bis April den höchsten Gehalt.“

Die feuchten, schattigen Böden sind im Vergleich zu den trocknen Standorten weniger Schwankungen der Bodenfeuchtigkeit ausgesetzt, da hier die Verdunstung sehr beschränkt ist. Die Moose, die an solchen Stellen wachsen, brauchen deshalb ihre Reifezeit nicht in besondere Jahreszeiten zu verlegen; ihre Sporen werden zu allen Zeiten genügend Feuchtigkeit zum Keimen vorfinden. In den Sommermonaten reift eine größere Zahl deshalb, weil zu der Zeit die Niederschläge am ergiebigsten sind. Wesentlich anders ist dies bei den Moosen von trockenen Standorten. Solche Böden sind der Verdunstung stark ausgesetzt. Der jährliche Gang der Bodenfeuchtigkeit muß hier eine weit größere Bedeutung haben. Zwar liegt das Maximum der Bodenfeuchtigkeit in den Monaten Februar bis April etwas früher als die Reifezeit der Moose von trocknen Standorten, doch geht die Abnahme der Bodenfeuchtigkeit wegen der Zunahme der Niederschläge zunächst noch langsam vor sich. Die Zeit zwischen den Maxima der Bodenfeuchtigkeit und der Niederschlagsmengen erscheint daher für eine Ausstreuung der Sporen recht günstig. Im Herbst, wo die Bodenfeuchtigkeit ihren geringsten Grad aufweist, ist die Kurve der Reifezeiten dieser Moose fast auf Null gesunken. Das Ergebnis dieser Untersuchungen ist demnach, daß die Reifezeiten der Sporen an den verschiedenen Standorten den dort herrschenden Feuchtigkeitsverhältnissen angepaßt sind. Den ausgestreuten Sporen wird dadurch die schnellste Keimungsmöglichkeit verschafft und so für die Verbreitung der Art gesorgt.

Kapitel VII.

Spezifisches Gewicht der Sporen und Keimungsgeschwindigkeit.

Bei der Untersuchung der Sporenkeimung fiel mir auf, daß den Sporen der an trocknen Felsen wachsenden Moosarten zwei Eigentümlichkeiten zukommen: Größere spezifische Schwere und sehr langsame Entwicklung des Keimschlauches. Sie sinken, unabhängig davon, ob sie gekeimt haben oder nicht und in welcher Lösung sie sich befinden, sämtlich auf den Boden des Reagenzglases, während die Sporen der übrigen Moose stets auf der Oberfläche der Lösung schwimmen. Wird der Inhalt des Reagenzglases in das Uhrglas ausgegossen, so sinken auch hierin die Sporen der felsbewohnenden Arten auf den Boden hinab. Bemerkenswert ist, daß es nur die Sporen von Arten sind, die an trocknen Felsen vorkommen, während die der an feuchten oder überrieselten Felsen stehenden Arten diese Erscheinungen nicht zeigen. Leider hatte ich auf diese Tatsache des Untersinkens der Sporen von Felsmoosen nicht gleich von Beginn der Untersuchungen an geachtet, und es fehlen daher in der hierüber aufgestellten Übersicht einzelne Arten, von denen Sporenmaterial nicht mehr zur Verfügung stand.

Arten mit untersinkenden Sporen	Standort nach Rabenhorst
Barbula muralis	Mauern, sonnige Felsen
Grimmia pulvinata	trockene Felsen aller Art
Orthotrichum saxatile	kalkhaltiges Gestein
Hedwigia ciliata	Steine und Felsen aller Art
Racomitrium heterostichum	kalkfreie Gesteine, trockene Lagen
Orthotrichum diaphanum	Bäume, Gestein

Arten mit schwimmenden Sporen	Standort nach Rabenhorst
Mnium undulatum	feuchte Orte, Bachufer
„ *hornum*	feuchte Orte
„ *rostratum*	feuchte Orte
„ *punctatum*	feuchte Orte
Tetraphis pellucida	nasse Felswände, morsche Stämme
Dicranum scoparium	in Wäldern
Barbula subulata	beschattete Stellen
Funaria hygrometrica	feuchte und trockene Orte
Polytrichum commune	feuchte Orte
Polytrichum piliferum	sandige, trockne Stellen
Pogonatum urnigerum	feuchter Sand
Bryum argenteum	steinige Abhänge, Erde
„ *caespiticium*	trockene und feuchte Stellen
Bartramia pomiformis	schattige Stellen
„ *Halleri*	feuchte, schattige Felsen
Rhynchostegium rusciforme	in fließenden Gewässern
Hypnum commutatum	feuchte, überrieselte Felsen
„ *molluscum*	feuchte, überrieselte Felsen
„ *cupressiforme*	alle möglichen Substrate
Hylocomium loreum	schattige Wälder
„ *Schreberi*	trockner Waldboden, Wiesen
Brachythecium velutinum	Gebüsch, Wälder, Steine
Plagiopus Oederi	beschattete feuchte Felsen

Es entstand nun die Frage, ob dieser Unterschied im Verhalten der Moose von trocknen Felsen von dem der übrigen Arten auf die größere spezifische Schwere der Sporen an sich zurückzuführen ist oder ob die Sporen der übrigen Arten, obwohl von gleichem spezifischen Gewicht, vermöge einer besonderen Membranstruktur Luft festhalten und dadurch leichter werden. Wäre letzteres der Fall, so mußte es möglich sein, die Sporen dadurch zum Untersinken zu bringen, daß man die an ihnen haftende Luft durch Evakuieren entfernte. Sie wurden zu diesem Zweck im Uhrschälchen in dest. Wasser gesät und dann unter den Rezipienten einer Wasserstrahlpumpe gestellt. Trotz Stehenlassens während einiger Stunden unter dem Rezipienten und öfters wiederholten Auspumpens war es nicht möglich, die schwimmenden Sporen zum Untersinken zu bringen. Daß keine Luft an der Membran enthalten ist, wurde auch festgestellt bei der Untersuchung der schwimmenden Sporen auf einem erwärmbaren Objekttisch. Es konnte keine Entwicklung von Luftbläschen konstatiert werden.

Die Fähigkeit zum Schwimmen könnte ferner durch einen Gehalt an Öl bedingt werden. In diesem Falle mußten die Sporen nach dem Herauslösen des Öles untersinken. Die Sporen wurden zuerst behandelt mit Äther, Alkohol und Chloroform bei gew. Temperatur. Sobald diese Stoffe verdunstet waren, wurde Wasser hinzugegossen. Die Sporen sanken jedoch nicht unter. Wirkten aber Äther, Alkohol und Chloroform bei ihren Siedetemperaturen ein, so sanken die Sporen bei späterem Wasseraufguß sofort unter, ebenso nach Behandlung mit heißem Wasser. Da die Membranbeschaffenheit der so zum Untersinken gebrachten Sporen von der schwimmender Sporen nicht verschieden ist, da ferner aus den erwähnten Reaktionen auf die Natur des Stoffes, der die Herabsetzung des spez. Gewichtes bedingen könnte, kein bestimmter Schluß gezogen werden kann, so soll hier nur die Tatsache festgestellt, jedoch keine Erklärung gegeben werden.

Den Unterschied der verschiedenen spez. Schwere zeigte sehr deutlich der folgende Versuch. In einem Reagenzglase wurden Glyzerin, gefärbtes Wasser und Alkohol vorsichtig übereinandergeschichtet und Sporen von *Barbula subulata* und *B. muralis* hineingesät. Erstere Art wächst an schattigen, erdigen Abhängen oder auf erdbedeckten Felsen, während *B. muralis* nur auf Gestein z. B. an Mauern und sonnigen Felsen vorkommt. Die Sporen sanken zunächst sämtlich durch die Alkoholschicht hindurch; darauf differenzierten sie sich, indem die Sporen von *B. muralis* bis in die Grenzzone von Wasser und Glyzerin hinuntersanken, während die Sporen von *B. subulata* in einer höheren Lage im Wasser suspendiert blieben. Man konnte nunmehr deutlich die von den Sporen gebildeten zwei Ringe beobachten.

Dies Verhalten ist interessant, wenn man es vergleicht mit den Beobachtungen, die über die gleiche Erscheinung bei Sporen einiger Lycopodiumarten vorliegen, und mit den hierüber angestellten biologischen Deutungen. Denn auch bei den Moosen scheint eine

biologische Beziehung zwischen dem Untersinken und dem Standort zu bestehen, da ja, wie die Beobachtungen zeigten, das Untersinken nur auf die Arten von trocknen Felsen beschränkt ist. Über das Verhalten der Lycopodiumsporen sind zwei Ansichten ausgesprochen worden. Lüstner (12) nimmt an, daß die unbenetzbaren, also schwimmenden Sporen leichter in den Boden eindringen könnten; denn wenn die Sporen in den zeitweise zwischen den Bodenpartikelchen befindlichen Wassersäulen untersinken würden, könnten sie häufig durch Bodenteilchen festgehalten werden. Burggeff (3) dagegen erwies durch das Experiment, daß im Gegenteil die benetzbaren Sporen in den Boden eindringen, unbenetzbare aber nicht.

Die für die Moossporen aufgefundene Tatsache kann für die Verbreitung der Arten dadurch wichtig sein, daß die Sporen der Arten, die an trocknen, sonnigen Felsen wachsen, durch ihr Untersinken befähigt werden, bei Benetzung des Felsens in die feinen Poren des Gesteins hinabzusinken. Die Sporen der übrigen Moose dagegen, die ebenfalls an diese Felsen herangeweht worden sind, werden durch das abfließende Wasser mit fortgeführt.

Für die Sonderung der Arten nach den Feuchtigkeitsverhältnissen der Böden kommt noch in Betracht, daß überhaupt die Verbreitungsmöglichkeit der Sporen verschieden sein wird. An trocknen Standorten pflegt größere Luftbewegung zu herrschen als an feuchten. Daher wird die Verbreitung der Sporen dort eine größere sein als hier. Die Erwartung, daß die Arten, deren Sporen am weitesten verbreitet werden, an allen Standorten dominieren müßten, wird durch die Beobachtung nicht bestätigt.

Der Grund für das Fehlen der Moose von trocknen Standorten auf feuchten Böden liegt in der zweiten Eigentümlichkeit dieser Arten. Ihre Keimung verläuft bedeutend langsamer als die der Arten von feuchten Standorten. Wenn somit die Sporen nach feuchten Standorten gelangen, so ist anzunehmen, daß die jungen Pflänzchen von den dort vorkommenden schneller keimenden und rascher wachsenden Moosen überwuchert und unterdrückt werden. Folgende Tabelle soll über die Keimungsgeschwindigkeit verschiedener Arten einen Überblick geben. Sie wurde in der Weise aufgestellt, daß für jede Art die in einer bestimmten Anzahl von Tagen erreichte Keimschlauchlänge, geschätzt nach Sporendurchmessern, notiert wurde.

Um hieraus ein Vergleichsmaterial zu erhalten, wurden die Keimlängen durch die Zahl der Tage, bis zu der diese Länge erreicht worden war, dividiert. Ferner wurden für jede Art aus mehreren Versuchsprotokollen die Durchschnittswerte berechnet, da die Entwicklung der Keimschläuche einer Art in verschiedenen Lösungen nicht ganz gleich erfolgte. Auch konnte die in einem bestimmten Zeitraum erreichte Keimschlauchlänge vom Zustand der Sporen abhängig sein. Nach diesen Werten wurden die einzelnen Arten in Gruppen zusammengestellt.

I. Gruppe der Arten, die am langsamsten keimen.

Art	Standort
Orthotrichum saxatile	trocken
„ *affine*	
„ *diaphanum*	
Grimmia pulvinata	
Hedwigia ciliata	
Racomitrium heterostichum	
„ *lanuginosum*	
Barbula muralis	
Polytrichum piliferum	
Pogonatum aloides	

II. Gruppe der Arten, die weniger langsam keimen.

Art	Standort
Brachythecium velutinum	mäßig trocken
„ *Starkei*	mäßig trocken
Hypnum cupressiforme	trocken oder feucht
Barbula subulata	mäßig trocken
Bryum argenteum	trocken
Tetraphis pellucida	feucht
Polytrichum commune	feucht

III. Gruppe der ziemlich schnell keimenden Arten.

Art	Standort
Bryum caespiticium	trocken oder feucht
Funaria hygrometrica	trocken oder feucht
Dicranella heteromalla	mäßig feucht
Hypnum molluscum	feucht
„ *commutatum*	feucht

IV. Gruppe der Arten, die am schnellsten keimen.

Art	Standort
Bartramia pomiformis	mäßig feucht
„ *Halleri*	feucht
Plagiopus Oederi	feucht
Mnium punctatum	feucht oder naß
„ *undulatum*	feucht oder naß
„ *hornum*	feucht oder naß
Rhynchostegium rusciforme	naß

Die hier festgestellten Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Keimschläuche sind zum Teil ganz bedeutende.

Die an trocknen Standorten wachsenden Arten zeigen erst nach Verlauf einer Woche einen Keimschlauch von einfachem Sporendurchmesser. Arten von feuchten Böden erreichen bereits nach 3 oder 4 Tagen eine Keimschlauchlänge von 10 – 12fachem Sporendurchmesser. Die beiden anderen Gruppen bilden die Übergänge zwischen diesen Extremen.

Merkwürdig ist die langsame Keimung der *Polytricha* und von *Tetraphis pellucida*, obwohl diese zum Teil an feuchten Orten vorkommen. Eine solche Ausnahme bildet auch *Sphagnum*. Wie früher gezeigt wurde, sind diese Arten sämtlich auf saure Substrate angewiesen. Man kann deshalb annehmen, daß diese Moose gar nicht in eine Konkurrenz mit schnell keimenden Arten gelangen. Sie können auf diese Anpassung verzichten, da sie durch das von ihnen bevorzugte Medium schon genügend vor der Konkurrenz anderer Arten geschützt sind. Bei den übrigen Sporen, die zur Keimung auf neutrale oder alkalische Lösung angewiesen sind, muß die Verschiedenheit in der Ausbildungsschnelligkeit des Keimschlauches von großem Einfluß auf die Verbreitung der Arten sein. Man muß zugeben, daß diese Unterschiede in der Natur vielleicht nicht ganz so groß sind; es ist jedoch kaum anzunehmen, daß sie gänzlich in der Natur fehlen, da die im Experiment beobachteten Unterschiede recht bedeutend sind.

Eine Einteilung der Moosarten nach diesen Gesichtspunkten erleichtert jedenfalls wesentlich das Verständnis für die Verbreitung der Moose hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse der Standorte.

Kapitel VIII.

Einfluß von Dunkelheit und Vorerwärmung der Sporen auf die Keimung.

Zum Schluß mögen noch einige Versuche über den Einfluß der Dunkelheit und der Vorerwärmung auf die Keimung mitgeteilt werden.

Die Dunkelkultur in anorganischer Lösung ist schon lange Zeit das Streitobjekt vieler Forscher. Während Borodin (2), Forest Heald (5) und Schulz (24) bei Moossporen im Dunkeln in anorganischer Kultur keine Keimung erzielen konnten, gelang dies Laage (10) und Treboux (25). Ersterer glaubte auch feststellen zu können, daß die Fähigkeit zur Keimung im Dunkeln vom Standort des betr. Mooses abhinge. Er schloß dies aus dem mit *Funaria hygrometrica* angestellten Versuch, der in der Einleitung bereits beschrieben worden ist. Um festzustellen, ob überhaupt Arten von schattigen dunkeln Standorten im Dunkeln zu keimen vermögen, solche von hellen sonnigen Stellen jedoch nicht, dehnte ich die Untersuchungen auf mehrere Arten aus. Es konnte festgestellt werden, daß einige Arten durchaus nicht imstande sind, im Dunkeln zu keimen, obwohl ihnen alle Nährsalze und die ent-

sprechenden Reaktionen geboten wurden. Ferner waren die Lösungen in den verschiedensten Verdünnungen hergestellt worden, da nach Laage (10) die Konzentration der Nährlösung bei Dunkelkulturen bedeutend tiefer liegen muß als bei Hellkultur. Die einzige Art, die eine gute Keimung im Dunkeln zeigte, war *Mnium hornum*, die sich ja auch sonst durch sehr üppige Keimung auszeichnet. Hier zeigte sich auch das von Laage (10) angegebene Verhalten gegenüber den verschiedenen Konzentrationen, indem nämlich die Keimung bei verstärkter Verdünnung zunahm. Ebenso verhielten sich Sporen von *Funaria hygrometrica*, die niemals in alkalischer Nährlösung im Dunkeln keimten, jedoch öfters in verdünnter Lauge. Hier konnte leider keine direkte Zunahme der Keimung mit der Verdünnung konstatiert werden, da die Sporen von *Funaria* sehr ungleichmäßig keimten. Um möglichst gleichmäßiges Material zu bekommen, war eine Aussävorrichtung getroffen in Gestalt eines kleinen Glasgefäßes, dessen Öffnung mit feiner Seidengaze überzogen wurde. Hierdurch gelangten die Sporen aus einer großen Anzahl von Kapseln gemischt zur Aussaat.

Wie schon gesagt, gaben diese Versuche durchaus keine biologisch verwertbaren Resultate. Als Versuchsobjekte dienten: *Dicranum scoparium, Bryum caespiticium, Mnium hornum, Mn. undulatum, Polytrichum commune, P. piliferum, Tetraphis pellucida, Bartramia pomiformis, Barbula subulata* und *B. muralis*. Davon keimten im Dunkeln nur *Mnium hornum* und *Mn. undulatum*, letzteres jedoch nur ganz schwach. Möglicherweise ist diese Eigenschaft, im Dunkeln zu keimen, diesen beiden Moosen von Nutzen; denn sie stehen an schattigen, ziemlich dunklen Stellen, z. B. häufig unter überhängenden Felsen. Die anderen Moosarten von schattigen Stellen keimten jedoch nicht. Daß die Sporen dieser übrigen Moose keimfähig waren, zeigt der Umstand, daß sie nachher im Hellen, bis auf *Bryum caespiticium*, keimten.

Das Ergebnis der Dunkelkulturen bestand also nur darin, daß eine sehr ungleiche Fähigkeit der Sporen, im Dunkeln zu keimen, konstatiert werden konnte, daß ferner eine Dunkelkeimung mit zunehmender Verdünnung der Nährlösung wahrscheinlicher wird, aber auch in der unverdünnten Nährlösung von etwa 0,1 % möglich ist, wie das Beispiel des *Mnium hornum* zeigt.

Ausgehend von der Annahme, daß die Sporen der an trocknen Felsen wachsenden Arten durch die Vorerwärmung auf den von der Sonne erhitzten Felsen in der Keimung beschleunigt werden könnten, machte ich einige dahingehende Versuche.

Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß Sporen in vollkommen trockne Reagenzgläser ausgesät und in einem nach Süden gelegenen Gewächshause des Instituts an sonnigen Tagen nachmittags 1—2 Stunden dem Sonnenlicht und der Sonnenwärme ausgesetzt wurden. Die Lufttemperatur schwankte zwischen 40 und 50°. Das Thermometer, das neben die Reagenzgläser gelegt und von den Sonnenstrahlen getroffen wurde, zeigte zwischen 45 und 55°.

Es schien sich in der Tat zuerst ein beschleunigender Einfluß der Vorerwärmung auf die Keimung zu zeigen. Bei Wieder-

holungen der Versuche war jedoch ein gleicher Erfolg nicht zu erzielen. Der Grund hierfür konnte nicht aufgefunden werden; vielleicht liegt er in der Variabilität des Zustandes der Sporen.

Die Versuche wurden übrigens mit den verschiedensten Arten angestellt und zwar mit solchen von trocknen, sonnigen Standorten, wie *Polytrichum piliferum*, *Grimmia pulvinata*, *Hedwigia ciliata Barbula muralis* und *Orthotrichum saxatile*, und mit Arten von schattigen Standorten wie *Mnium hornum*, *Polytrichum commune* und *Bartramia pomiformis*. Beiläufig mag erwähnt werden, daß Sporen von *Funaria hygrometrica* eine sehr große Erhitzung vertragen können. So fand noch Keimung statt nach einer einstündigen Vorerhitzung im Wärmeschrank auf 102°. Bei Erhitzung auf 115° waren die Sporen getötet wurden.

Voraussetzung für solche Vorerwärmungsversuche ist der Umstand, daß die Sporen ohne Spuren von Feuchtigkeit erhitzt wurden; waren einige Reagenzgläser etwas feucht gelassen worden, so trat Abtötung der Sporen schon bei Vorerwärmung auf 40° ein. Dieser Versuch bestätigte, daß die Sporen ihre große Resistenz nur in vollkommen trockenem Zustande bewahren können.

Die beiden hier erwähnten Versuche der Dunkelkultur und der Vorerwärmung zeigen also, daß Lichtintensität und Wärmewirkung bei der Verbreitung der Moosarten als nicht maßgebend zu betrachten sind. In der Natur mögen vielleicht unter anderen Bedingungen diese beiden Faktoren für die Keimung und damit für die Verbreitung der Arten eine gewisse Bedeutung haben.

Zusammenfassung.

1. Die Keimung der Laubmoossporen wird von der Reaktion der Lösung beeinflußt. Die gleiche Reaktion wirkt auf Sporen von Arten verschiedener Standorte verschieden ein.

2. Das Verhalten der Sporen in sauer oder alkalisch reagierender Lösung zeigt Beziehungen zum Standort der Moosart. Alkalische Reaktion verlangen die Sporen von kalkliebenden Arten, saure Reaktion die Moose von feuchtem Humus und Mooren. In neutraler bis schwach alkalischer Lösung keimen die Sporen der sog. allgemein verbreiteten Arten und derjenigen, die kalkfreie Böden bevorzugen.

3. In der Natur wirkt dieser Einfluß der Reaktion auf die Keimung bestimmend für die Verbreitung der Arten. Sauer reagieren Moore und feuchter Humus, alkalisch die übrigen Böden, besonders stark alkalisch die kalkhaltigen Gesteine.

4. Der Kalkgehalt der Gesteine wirkt nicht als solcher, sondern durch das Vorhandensein von OH-Ionen.

5. Die Sporen der an trocknen Felsen wachsenden Arten sinken in Wasser unter, während die der übrigen Moose schwimmen. Für die Verbreitung und Sonderung der Arten kommt dieser Umstand insofern in Betracht, als die Arten mit untersinkenden Sporen geeigneter für die Besiedelung der trockenen Felsen sind; sie

bleiben bei Benetzung des Felsens in den Gesteinsritzen zurück, während die schwimmenden Sporen davongeführt werden.

6. Die Verbreitungsmöglichkeit ist für die Sporen der an trockenen Standorten stehenden Arten größer wegen der hier herrschenden stärkeren Luftbewegung. Das Fehlen dieser Arten an den feuchten Standorten ist vermutlich mitbedingt durch die bedeutend schnellere Keimung der an feuchten Standorten wachsenden Moose.

7. Die Reifezeit der Sporogone ist bei den Bewohnern der trocknen Standorte an die Zeit zwischen dem Maximum der Bodenfeuchtigkeit und dem der Niederschläge angepaßt, also Frühling. Mit zunehmender Feuchtigkeit des Standortes ist die Reifezeit auf die einzelnen Jahreszeiten gleichmäßiger verteilt.

8. Eine beschleunigende Einwirkung der Vorerwärmung auf die Keimung der Moose von trocknen, sonnigen Standorten konnte im Experiment nicht festgestellt werden.

9. Eine Beziehung zwischen der Keimfähigkeit im Dunkeln in anorganischer Lösung und dem Standort ist möglich, aber nicht sicher erwiesen. Die Dunkelkeimung erfolgt leichter bei geringerer Konzentration der anorganischen Nährlösung. Einzelne Arten sind durchaus nicht im Dunkeln zum Keimen zu bringen.

10. Bei einigen Arten finden sich Kalkausscheidungen an den Blattspitzen der erwachsenen Pflanzen. Diese Ausscheidung von Kalk ist nur bei kalkfeindlichen Moosen zu beobachten.

Die vorliegende Arbeit ist im botanischen Institut zu Straßburg ausgeführt worden, wobei mir von Herrn Prof. Jost die Einrichtungen dieses Instituts in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden. Herrn Prof. Kniep möchte ich für die Anregung und für das dauernde Interesse, das er meinen Studien entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Becquerel, Sur la germination des Spores d'Atrichum undulatum et d'Hypnum velutinum et sur la nutrition de leurs protonémas dans des milieux sterilisés. (Compt. rend. de l'Ac. des Sciences. 1904.)
2. Borodin, Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. (Bull. de l'Ac. des Sciences de St. Petersb. XII. 1868.)
3. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.
4. Fischer, Alfred, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXV. 1907.)
5. Forest Heald, Conditions for the germination of the spores of Bryophytes and Pteridophytes. (Bot. Gaz. XXVI. 1898.)
6. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908.
7. Grimme, Über die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. (Hedwigia. XLII. 1903.)
8. Hann, Handbuch der Klimatologie. 1883.

9. Hedwig, Fundamentum muscorum. 1782.
10. Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXI. Abt. I. 1907.)
11. Loew, Über die physiologischen Funktionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. (Flora. LXXV. 1892.)
12. Lüstner, Beiträge zur Biologie der Sporen. Inaug.-Diss. v. Jena. Wiesbaden 1898.
13. Müller (Thurgau), Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. (Würzb. Arb. I. 1874.)
14. Paul, Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Engl. Jahrb. XXXII. 1903.)
15. — Zur Kalkfeindlichkeitsfrage der Torfmoose. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1906.)
16. Pfeffer, Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen. (Denkschrift der schweiz. nat. Ges. XXIV. 1871.)
17. — Pflanzenphysiologie. I. 1897.
18. Rabenhorst, Kryptogamenflora. Laubmoose, bearbeitet von Limpricht. 2. Aufl. 1890—1904.
19. Ramann, Bodenkunde. 2. Aufl. 1907.
20. — — 3. Aufl. 1911.
21. Schimper, W. P., Rech. anat. et morph. sur les mousses. 1848.
22. v. Schönau, Laubmoosstudien. I. Die Verfärbung der Polytrichaceen in alkalisch reagierenden Flüssigkeiten. (Flora. CV, 3. 1913.)
23. Schöne, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Flora. XCVI. 1906,)
24. Schulz, Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Equiseten. (Beih. z. Bot. Centralbl. XI. 1902.)
25. Treboux, Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIII. 1905.)
26. Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. (Sitzber. d. Wien. Akad. XLIII. 2. 1861.)

Über das Auftreten von Gerbstoffidioblasten bei den Mesembrianthemen.

Von

Dr. O. Oberstein, Breslau.

Mit Tafel VII und VIII.

Gerbstoffzellen sind nach Tschirch[1]) im Pflanzenreich nur selten als Idioblasten entwickelt. Um so interessanter muß unter solchem Gesichtspunkte die Blattanatomie gewisser Mesembrianthemum-Spezies erscheinen, bei welchen exquisite Gerbstoffzellen von eiförmiger Gestalt überaus häufig sind und schon dem unbewaffneten Auge ohne weiteres auffallen. von Höhnel[2]) hat als erster auf sie aufmerksam gemacht und sie bei *Mesembrianthemum glaucum* L. als 360—400 μ lang und 240—300 μ breit gemessen. Diese Längenmaße gehen also nicht, wie man nach A. Tschirch glauben könnte, auf Zacharias zurück.

von Höhnel sagt in seiner verdienstvollen, wiewohl später freilich meist übersehenen Arbeit folgendes:

„Die dreikantigen Blätter mancher Mesembrianthemum-Arten, z. B. *glaucum* usw., erscheinen mit zahlreichen, helleren, durchscheinenden, dichtstehenden Punkten bedeckt, welche anscheinend von subepidermalen Drüsen herrühren. Tatsächlich wird diese ihre Beschaffenheit durch ein bis zwei Zellschichten unter der Epidermis liegende, sehr große und auffallende Gerbstoffschläuche bedingt, die in großer Zahl sich in den Blättern finden. Bei *M. glaucum* sind sie besonders auffallend. Die größeren sind 360—400 μ lang und 240—300 μ breit, andere sind viel kleiner, doch herrschen die großen an Zahl vor. Sie sind von Gestalt oval und so zahlreich, daß sie oft nur durch eine schmale Parenchymzellschicht voneinander getrennt sind. Ihre Wandung ist sehr dünn, besteht

[1]) Tschirch, A., Angewandte Pflanzenanatomie. I. 1889. p. 476.

[2]) Höhnel, F. R. v., Anatomische Untersuchungen über einige Sekretionsorgane der Pflanzen. (Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. math.-naturw. Klasse. LXXXIV. Abt. I. 1882. p. 592/4.)

aus Zellulose und schließt eine ganz klare, konzentrierte, eisenbläuende Gerbstofflösung ein. Das umliegende Parenchym, sowie die Epidermis sind gerbstoffrei."

Auch mir wurde dies Ergebnis der von Höhnelschen Studien erst relativ spät zugänglich, erst nachdem ich, unabhängig davon, von neuem den gleichen Sachverhalt bei meinen Untersuchungen über die Blattanatomie der Gattung[1]) festgestellt hatte. Eduard Strasburger[2]) bereits bezeichnet die Blaufärbung des Rasiermessers beim Schneiden von Pflanzenteilen als einen Hinweis auf deren Gerbstoffgehalt. Mir erschien zunächst ebenfalls eine sehr lästige Schwarzfärbung der Untersuchungsinstrumente auffällig, die um so deutlicher war, je mehr von jenen Idioblasten bei den betreffenden Blättern vorhanden waren. Eine Durchsicht der speziellen Mesembrianthemum-Literatur ergab aber keinen Aufschluß über diese Erscheinung. C. Hagen[3]) bezeichnete die Idioblasten 1873 einfach als Schleimzellen. Eduard Zacharias, der jüngst verstorbene Direktor der Hamburgischen Botanischen Staatsinstitute, spricht in seiner Habilitationsschrift[4]) von „Schleim-" und Raphidenschläuchen der Mesembrianthemen, deren Wände nach seinen dahingehenden Untersuchungen von einem gewissen Altersstadium ab Verkorkung[5]) aufweisen. J. Fr. Dannemann[6]) faßte die Schlauchzellen 4 Jahre später noch als bloße Wasserzellen auf. Dieser Auffassung schließt sich endlich auch Berger[7]) in seiner neuesten monographischen Bearbeitung der Gattung an. „Es rühren" — sagt er — „diese Punkte (die Gerbstoffidioblasten werden hier wie anderorts meist als sog. durchscheinende Punkte bezeichnet) von großen, wasserführenden Zellen her, deren hauptsächlichste Funktion man in der Durchleuchtung des Blattinneren sucht."

Bei Einbettung meiner Präparate in Glyzeringelatine bildeten sich nun dicke, schlierenartige Niederschläge von kolloidaler Konsistenz und graugelblicher Färbung. W. Uloth[8]) bezeichnet aber gerade diese Fällungsreaktion mit Leim als die spezifische Gerbstoffreaktion. Farbreaktionen mit Kaliumbichromat gaben zudem momentane, oft sehr intensiv sepiafarbene Bräunungen, mit Eisenchlorid tintenblaue Schwärzungen des Zellinhalts. Demnach dürfte es sich bei der Mehrzahl dieser idioblastenführenden Mesembrianthemum-Arten zweifellos um Gerbstoffzellen handeln; bei anderen allerdings treten wiederum die genannten Reaktionen

---

[1]) Oberstein, O., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Mesembrianthemum*. Diss. Breslau 1910.

[2]) Strasburger, E., Das Botanische Praktikum. 1887. p. 170.

[3]) Hagen, O., Untersuchungen über die Entwicklung und Anatomie der Mesembrianthemeen. Diss. Bonn (1873). p. 9.

[4]) Brick, C., Ed. Zacharias, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXIX. 1911. p. 28.

[5]) Zacharias, E., Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. (Bot. Zeit. XXXVII. 1879. p. 641—642.)

[6]) Dannemann, J. Fr., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der *Mesembrianthema*. Diss. Halle 1883. p. 11 u. 13.

[7]) Berger, A., Mesembrianthemen und Portulacaceen. 1908. p. 5—6.

[8]) Uloth, W., Wachsbildung im Pflanzenreich. (Flora. N. R. XXV. 1867. p. 417—418.)

nicht auf; hierfür scheint also die alte Auffassung als Schleim- bezw. Wasserzellen zu Recht weiter zu bestehen.

Daß gewisse Mesembrianthemen Gerbstoff enthalten, ist eine Erfahrung, die nach Burchells[1]) Angaben schon die Hottentotten gemacht hatten, welche eine mit *Mesembrianthemum uncinatum* Mill. nahe verwandte Art (*Mesembrianthemum coriarium* Burch.) zum Gerben praktisch zu verwenden pflegen. Es ist dies wiederum ein eklatantes Beispiel dafür, wie wichtig es im Sinne der Bereicherung wissenschaftlicher Erkenntnis ist, den Beziehungen der Eingeborenen zur Pflanzenwelt nachzuspüren. Selbst über die eigentlichen Kulturpflanzen der letzteren sind wir ja, wie Hub. Winkler[2]) betont, heut zum großen Teil nur erst recht mangelhaft unterrichtet.

Die Angaben Ed. Zacharias' über die spätere Verkorkung der Gerbstoff-, Schleim- und Raphidenzellwände unserer Gattung nun wurden mit Hilfe neuerer Korkreagenzien, der Corrensschen Chlorophyllreaktion sowie mit der Färbung durch Sudan-Glyzerin von Fr. Schnee[3]) nachgeprüft. Diese sowie auch meine Untersuchungen, die ich mit Sudan III-Glyzerin anstellte, haben die Richtigkeit der Zachariasschen Forschungen erwiesen und vollauf bestätigt.

Welches ist nun die biologische Funktion dieser Gerbstoff- bezw. Schleimidioblasten bei den Mesembrianthemen?

K. Goebel[4]) erwähnt unter den chemischen Schutzmitteln, die speziell diesen Wüstengewächsen zu Gebote stehen, den Gerbstoff und die Raphiden, fügt aber gleich hinzu, daß beide das Gefressenwerden derselben durch größere Tiere nicht verhindern, wie aus Südafrika angegeben werde. Goebel ist also über den Gerbstoffgehalt der Mesembrianthemen wohl unterrichtet, bildet jedoch trotzdem die Gerbstoffidioblasten als „große Schleimzellen" ab.[5]) Auch Marloth,[6]) der den Gerbstoffen, im Gegensatz zu Goebel, in der Flora Südafrikas als Schutzmittel gegen Tierfraß mit die erste Stelle einräumt, spricht nur von „Schleim"zellen der Mesembrianthemen. Aber bei Schilderung der Anatomie des merkwürdigen *Mes. truncatellum* Haw.[7]) erwähnt er „cystolithenartige Bildungen, welche durch Gerbstoff gefärbt sind", und die eine braune Linienzeichnung der Endflächen bedingen. Eine Nachprüfung dieser und ähnlicher Angaben (auch für *Mes.*

---

[1]) Vergl. Harvey und Sonder, Flora capensis. II. p. 460: „Used in tanning leather by the Hottentotts. Allied to *M. uncinatum.*" (Burchell, Travels in the Interior of the Southern Africa. I. p. 243.)

[2]) Winkler, H., Botanisches Hilfsbuch für Pflanzer, Kolonialbeamte, Tropenkaufleute und Forschungsreisende. 1912. p. IV.

[3]) Schnee, Fr., Über den Lebenszustand allseitig verkorkter Zellen. Diss. Göttingen 1907. p. 22.

[4]) Goebel, K., Pflanzenbiol. Schilderungen. I. 1889. p. 43.

[5]) Goebel, K., l. c. p. 51, Fig. 22 A, Blattquerschnitt von *Mes. perfoliatum.*

[6]) Marloth, R., Das Kapland. — Chun, C., Wissensch. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Exped. II. 3. 1908. p. 330.

[7]) Marloth, R., Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXVII. 1909. p. 371.)

Hookeri Berger gibt Marloth [l. c. p. 371] Cystolithen, wenn auch nur in sehr geringer Zahl, an) war mir leider nicht möglich, da ich das echte *Mes. truncatellum* Haw. wie *Mes. Hookeri* Berger bis jetzt nicht bekommen konnte. Auch die in meiner Dissertation beschriebenen Exemplare von *Mes. „truncatellum* Haw.", welche aus den Kulturen des Kgl. Bot. Gartens Breslau stammten, stellten, wie sich bald zeigte, nicht jenes, sondern, was nach Berger[1]) heutzutage meist der Fall ist, das ähnliche *Mes. pseudotruncatellum* Berger dar. Hier fand ich aber Cystolithenbildungen überhaupt nicht vor, ebensowenig wie bei irgend einer anderen der zahlreichen, untersuchten Arten.

Die schon früher vertretene Anschauung von dem sicherlich nur relativen Schutz, den Gerbstoff- wie Raphidengehalt der Mesembrianthemen diesen gegen tierische Schädlinge gewähren, wurde nun durch Beobachtungen an den Kulturen des Kgl. Bot. Gartens wie an meinen eigenen bestätigt. Wie an anderer Stelle[2]) mitgeteilt, haben die papillösen sowohl als die gerbstoffführenden Arten der Gattung hierzulande vielfach unter Blatt- und Schildläusen zu leiden, namentlich bei der Überwinterung, aber auch im Freilande. Schon J. H. Kaltenbach[3]) übrigens erwähnte das Auftreten von *Aphis Dianthi* Schk. [unter Hinweis auf seine „Monographie der Pflanzenläuse", p. 42] auf im Glashaus gezogenen Mesembrianthemen. Und in dem jüngst erschienenen 51. Flugblatt der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft bestätigt auch M. Schwartz diese Beobachtung. Nach ihm bevorzugt die Pfirsichblattlaus (*Rhopalosiphum persicae* Pass. = *dianthi* Schr.) als Zwischenpflanzen u. a. Mesembrianthemen. Zu den anderwärts[4]) aufgezählten, weiteren tierischen Schädigern kommen dann noch die Schildläuse *Aspidiotus hederae* Newst. und *Parafairmairea bipartita* (im südöstlichen Frankreich und Spanien bezw. in ersterem allein), neben *Pulvinaria mesembrianthemi* (Vallot) Signoret, welche in weiterer Verbreitung (Algier, Deutschland, England, Südostfrankreich, Italien, Spanien) an Blättern und jungen Zweigen saugt.[5]) An Schädigern tierischer Art fehlt es also auch unsrer Gattung — was das scheinbar durch Gerbstoff bezw. Raphiden so gut geschützte Laub anlangt — wahrlich nicht. Auch die Wurzeln können Gallenbildner (*Heterodera radicicola* Greeff) beherbergen.[6])

---

[1]) Berger, A., l. c. p. 290.

[2]) Oberstein, O., Welche Gründe rechtfertigen das wiedererwachende Interesse für *Mesembrianthemum* als Zierpflanze? (Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur. 90. 1912. I. 1913. II. Abt. c. p. 19.)

[3]) Kaltenbach, J. H., Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. 1874. p. 48.

[4]) Oberstein, O., Sciara nitidicollis — Larven als Schädiger junger Kulturen von *Mes. pseudotruncatellum* Berger. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. XXXVI. 1913. p. 412.)

[5]) Lindinger, L., Die Schildläuse (Coccidae) Europas, Nordafrikas und Vorderasiens. 1912. p. 211–12.

[6]) Neal, The root-knot disease of the peach, orange and other plants in Florida, due to the work of anguillula. (U. S. Depart. of Agric. Div. of

Nach Stahl sollen insbesondere Schnecken durch den Gerbstoff abgehalten werden. Diese Auffassung deckt sich mit einer von Berger (l. c. p. 244) mitgeteilten Beobachtung, nach der die fleischigen Blätter von *Mes. linguiforme* L., die, wie ich fand, zwar nicht der Idioblasten, wohl aber des darin enthaltenen Gerbstoffes entbehren, gerade in besonders hohem Maße dem Schneckenfraß ausgesetzt sind. Auch von meinen, gelegentlich der Gartenbau-Ausstellung Breslau im „Barockgarten" ausgepflanzt gewesenen Arten sind speziell gerbstoffreie (*Mes. Cooperi* Hook. f. und *crassifolium* L.) arg von Schnecken befressen worden.

Volkens[4]) rechnet den Gerbstoff zum „plastischen, wanderungsfähigen Bildungsmaterial" in der Pflanze. Es schließt diese Auffassung die gleichzeitige Funktion der Gerbstoff-Schlauchzellen als Schutzmittel gegen Tierfraß nicht aus. Grade bei den Mesembrianthemen aber scheint ein Zusammenhang zwischen jenen Idioblasten und dem Leitsystem zweifellos zu bestehen, sodaß man der Volkensschen Deutung schon aus histologischen Gründen bis zu einem hohen Grade sich anzuschließen geneigt wird.

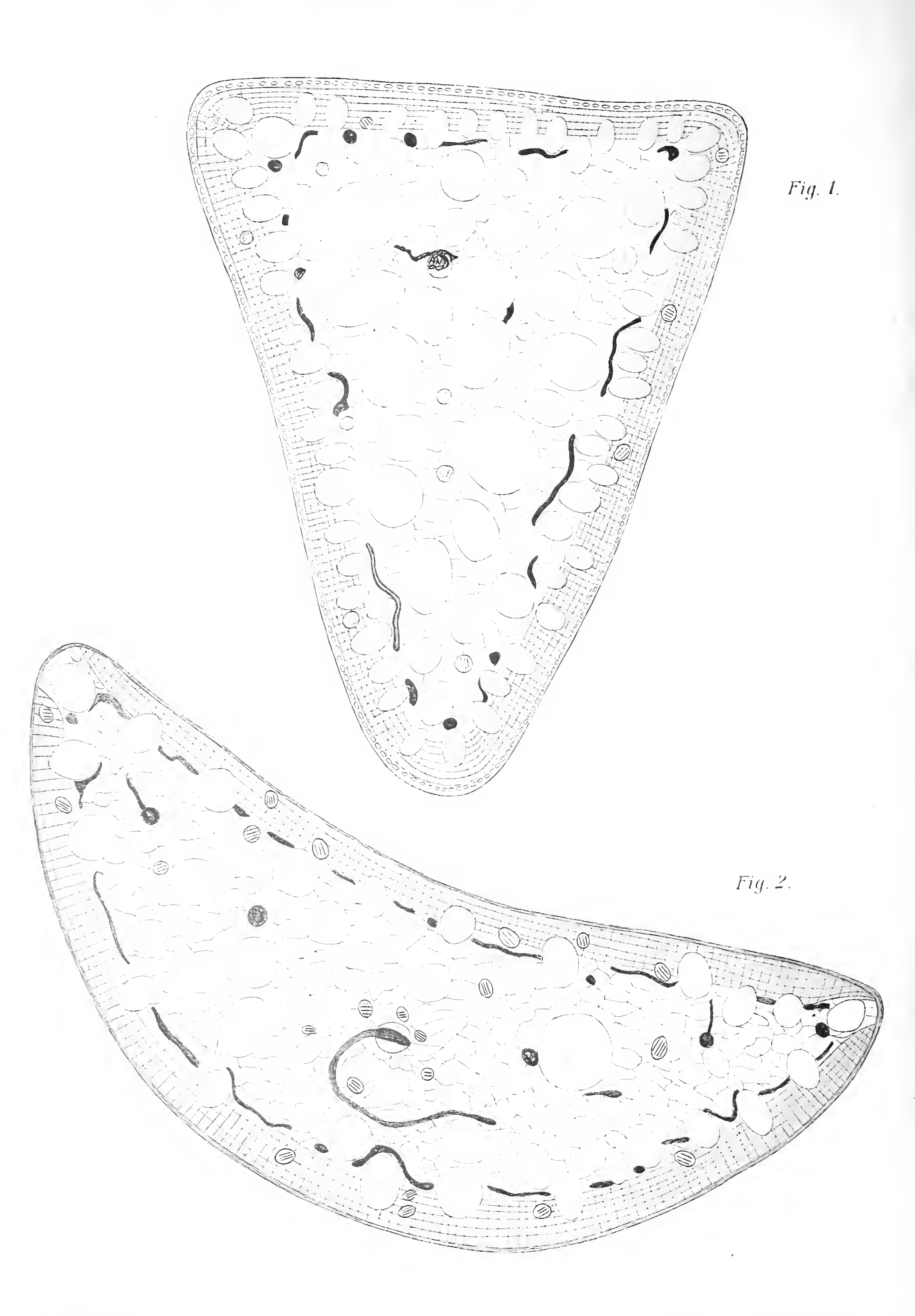
Bereits Dannemann (l. c. p. 11) wies auf eine zweifellose Regelmäßigkeit in der Anordnung der vermeintlichen „Wasserzellen" außerhalb der Nebenbündelzone hin. Diese Tatsache schien ihm auf eine deutliche Beziehung zwischen den „Wasserzellen", deren Hauptfunktion er in einer besseren Durchleuchtung des Blattes sah, und den „sekundären Blattbündeln" hinzuweisen. Ich möchte gerade diese Gesetzmäßigkeit in der Ausgliederung der Gerbstoffidioblasten als für die funktionelle Erklärung derselben wesentlich in den Vordergrund stellen. Das Schema für die regionale Querschnittsgliederung der Mesembrianthemenblätter mit prismatischer Spreitenausbildung ist in kurzen Worten folgendes: In Anlehnung an Dannemanns Zonalgliederung kann man, unter anatomischen Gesichtspunkten, von außen nach innen fünf Zonen unterscheiden. 1. Die Epidermis; 2. die Assimilationszone; 3. die Zone der Nebenbündel („sekundären Blattbündel" Dannemanns); 4. die Innenzone von Wassergewebe; 5. das davon umgebene zentrale Hauptbündel. Die Gerbstoff führenden Idioblasten nun ordnen sich ihrer großen Mehrzahl nach in subepidermaler Lage an; $\pm$ senkrecht stehen die eiförmigen Schlauchzellen zur Blattoberfläche orientiert, zwischen der Nebenbündel- und der Assimilationszone, mehr oder minder in diese vordringend, mitunter sie bis zur Epidermis selbst verdrängend. Daran ändert nichts das Vorkommen von Gerbstoffidioblasten auch in dem inneren Wassergewebe, wie dies bei besonders gerbstoffreichen Arten (z. B. *Mes. deltoides* Mill.) der Fall ist. Die Volkenssche Auffassung erschöpft ja eben offenbar die ökologische Bedeutung dieser Gebilde nicht. Aber auffallen muß doch im Gegensatz

---

Entom. Bull. 20. (1889.) — (Zitiert nach K. Marcinowski, Parasitisch und semiparas. an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch. VII. 1909. 1. p. 181 u. 188.)

[1]) Volkens, G., Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887. p. 72.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



Verlag von C. Heinrich, Dresden-N



Fig. 3.

b a b b c b c r i hb nb ass.g ll a a c c

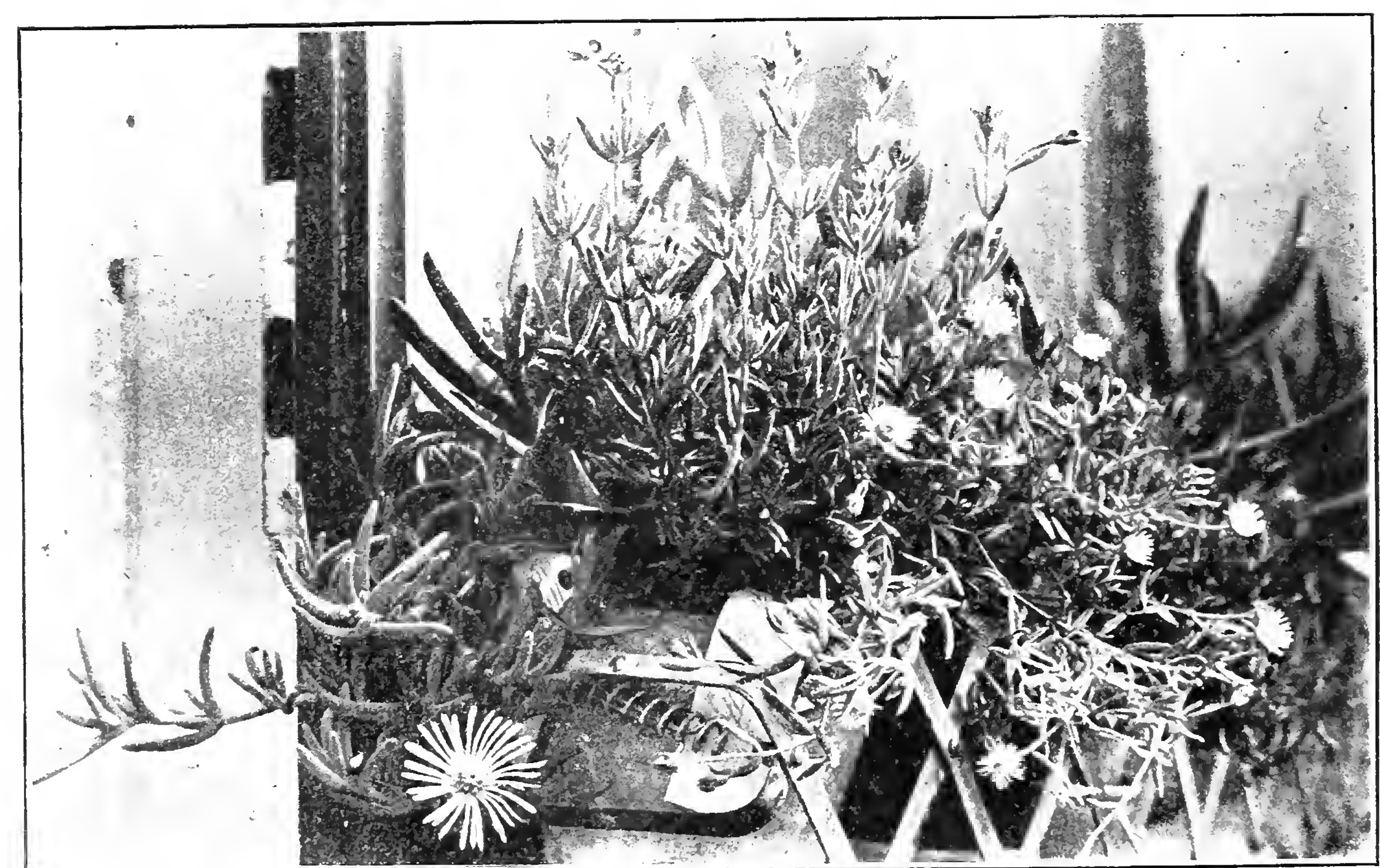


Fig. 4.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

zu den genannten Typen die ungleich diffusere Verteilung auch peripherer gelegener Idioblasten bei Blättern solcher Arten, die erwiesenermaßen keinen Gerbstoff in den Schlauchzellen führen (Beispiele *Mes. linguiforme* L., *inclaudens* Haw. u. a. m.). Halten wir eines der merkwürdig zungenförmigen, eigentümlich zweizeilig orientierten Blätter von *Mes. linguiforme* L. gegen das Licht, so erblicken wir zwar „durchscheinende Punkte", aber nichts von der zierlichen Regelmäßigkeit in der peripheren Anordnung dieser Gebilde, die für so viele gerbstoffführende Arten typisch ist, und bei denen sie sich an den Blattkanten dann auch vielfach zu äußerst niedlichen, das Ansehen der betreffenden Pflanzen bedeutend hebenden Punktreihen anordnen.

Tafelerklärung.

Fig. 1: Blattquerschnitt von *Mesembrianthemum deltoides* Mill. Zehnmal vergrößert, etwas schematisiert. Die eiförmigen, nach Behandlung mit Kaliumbichromat dunkelbraunen Gerbstoffidioblasten sind in der Wiedergabe dunkel gehalten. — Nach einem mikr. Präp. des Verfassers.

Fig. 2: Blattquerschnitt von *Mesembrianthemum linguiforme* L. Zehnmal vergrößert, etwas schematisiert. Die eiförmigen Idioblasten zeigen keine Gerbstoffreaktion und sind $\pm$ diffus im Mesophyll zerstreut. — Nach einem mikr. Präparat des Verf.

Fig. 3: *Mesembrianthemum pseudotruncatellum* Berger. Zehnmal vergrößert, etwas schematisiert. Medianer Längsschnitt durch ein Blattpaar-Kreisel; das nächstjüngere (II) ist um 90° dazu gedreht, also in transversalem Längsschnitt getroffen (*ass.g.* = Assimilationsgewebe, *i* = Idioblasten, *r* = Raphidenschläuche, *hb.* und *nb.* = Haupt- und Nebenbündel; $a > a$ = Blattoberseite, $b > b$ und $c > c$ = Blattunterseiten). — Nach einem mikr. Präp. des Verfassers.

Fig. 4: Beispiele papillöser Mesembrianthemen einerseits und Gerbstoff-Idioblasten führender anderseits. Letztere erscheinen an den Blättern mit lichtdurchlässigen Punkten besetzt. — Phot. Dr. Ernst Reichenbach-Breslau, nach Kulturen des Verfassers.

Geotropische Erscheinungen an der Leinpflanze.

Von

Josef Pohl,
pens. Oberlehrer in Iglau (Mähren).

Mit 21 Abbildungen im Text.

Das Höhenwachstum der Leinpflanze und die Perioden in der Entwicklung dieses Gewächses.

Zu den Publikationen der Trautenauer Versuchsanstalt für Flachsbau und Flachsbereitung gehört auch eine Abhandlung von Alois Herzog, welche betitelt ist: „Die Bedeutung des absoluten Leinsamengewichtes in landwirtschaftlicher Beziehung.“ Als Beigabe zu dieser verdienstlichen Untersuchung finden wir eine graphische Darstellung des Höhenwachstumes der Leinpflanze. Eine Kopie dieser Darstellung wird in Figur 1 der vorliegenden Arbeit geliefert. Dieses Wachstumsbild weist an keiner Stelle eine Krümmung auf, es besteht vielmehr aus einer Folge von geraden Linien, die untereinander Ecken bilden. Der Verfasser der vorliegenden Abhandlung hat an diese Eckpunkte die Buchstaben des Alphabetes von a bis f gesetzt. Wir bedürfen dieser Bezeichnung für die nachfolgende Darstellung. Es stellt sich heraus, daß das Höhenwachstum der Leinpflanze Perioden aufweist. Wir haben in der Bezeichnung der genannten Eckpunkte mit Buchstaben ein Mittel gewonnen, um auf diese Perioden rasch hinweisen zu können. Innerhalb der einzelnen Perioden herrscht vollkommene Gleichmäßigkeit des Wachstums, wie dies aus dem geradlinigen Verlaufe der Teildarstellung für jede einzelne Periode hervorgeht. Die Erfahrung erweitert diese Gleichmäßigkeit auf das gesamte physiologische Verhalten der Leinpflanze während einer und derselben Periode. An den Übergangsstellen von einer Periode zur nächsten bemerken wir in der graphischen Darstellung die schon erwähnten Ecken. Das bedeutet, daß der Übergang ein unvermittelter, schroffer ist, wie schon oben erwähnt ist.

Von a bis b reicht die erste Periode. Wir können sie die Keimperiode nennen. Die von b bis c reichende Periode mag Jugendperiode genannt werden. Jetzt besitzt die Pflanze schon ein Stengelchen. Sie wächst in die Höhe. Von c bis d reicht jenes Entwicklungsstadium, in welchem die Leinpflanze für den Reiz strahlender Wärme empfindlich ist. Dann nimmt das Längen-, resp. Höhenwachstum noch rapider zu, es erfolgt ein rasches Emporsteigen der Pflanze zur Höhe. Bei e beginnt das Blütenstadium der Pflanze, bei f das Stadium des Fruchtens. Das Längenwachstum der Pflanze hat schon bei e stark abgenommen, von f an stockt es vollständig.

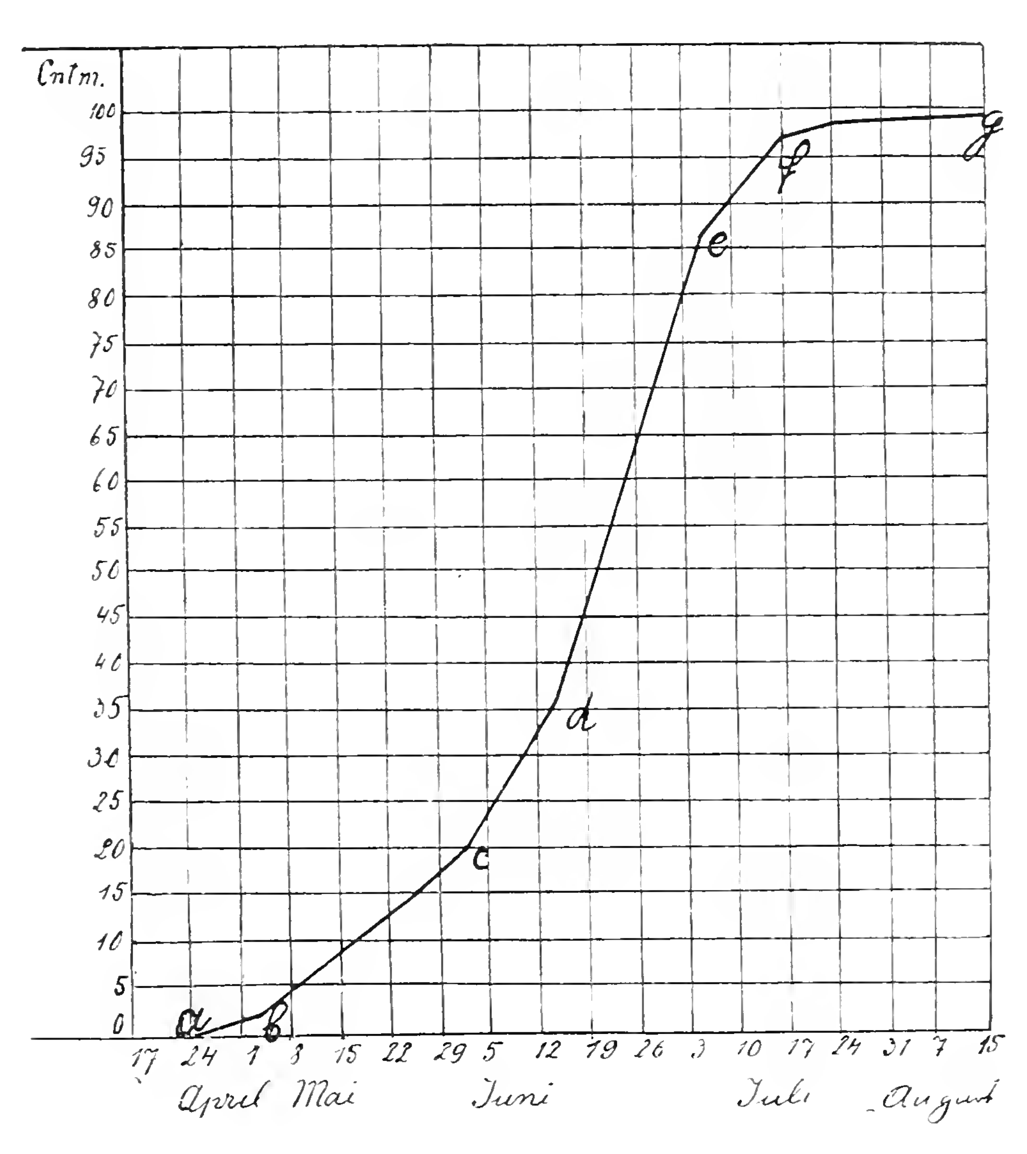


Fig. 1.

Es stellt sich heraus, daß die geotropischen Erscheinungen an der Leinpflanze eine nahe Beziehung zu den soeben aufgezählten Perioden aufweisen. Es kommen mehrfach Verstärkungen dieser Reizbarkeitsform vor, einmal auch eine Umwandlung derselben, ebenso treten Schwächungen derselben ein, die willkürlich hervorgerufen werden können. Endlich ist es sogar zu einer gewissen Zeit möglich, den Geotropismus experimentell hervorzurufen. Es kommen also Änderungen seiner Intensität sowohl durch innere Ursachen wie durch äußere Veranlassungen vor.

Wir wollen nun die Perioden und die damit in Zusammenhang stehenden geotropischen Erscheinungen nach ihrer Zeitfolge schildern.

Jugendperiode.

Die erste Periode der Leinpflanze reicht von a bis b. Die Pflanze hat zu dieser Zeit ein Hypokotyl entwickelt. Diese Periode dauert etwa 9 Tage. Am Ende dieser Zeit entsteht zwischen den Kotylen ein wichtiges Organ der Pflanze, nämlich das Stengelchen (der *cauliculus*). Nun beginnt die zweite Periode, welche wir die Jugendperiode genannt haben. Das Stengelchen ist anfangs sehr kurz, wächst aber nach und nach in die Höhe. Nun tritt an der jungen Pflanze der Geotropismus auf. Wie er sich äußert, geht aus den Abbildungen hervor.

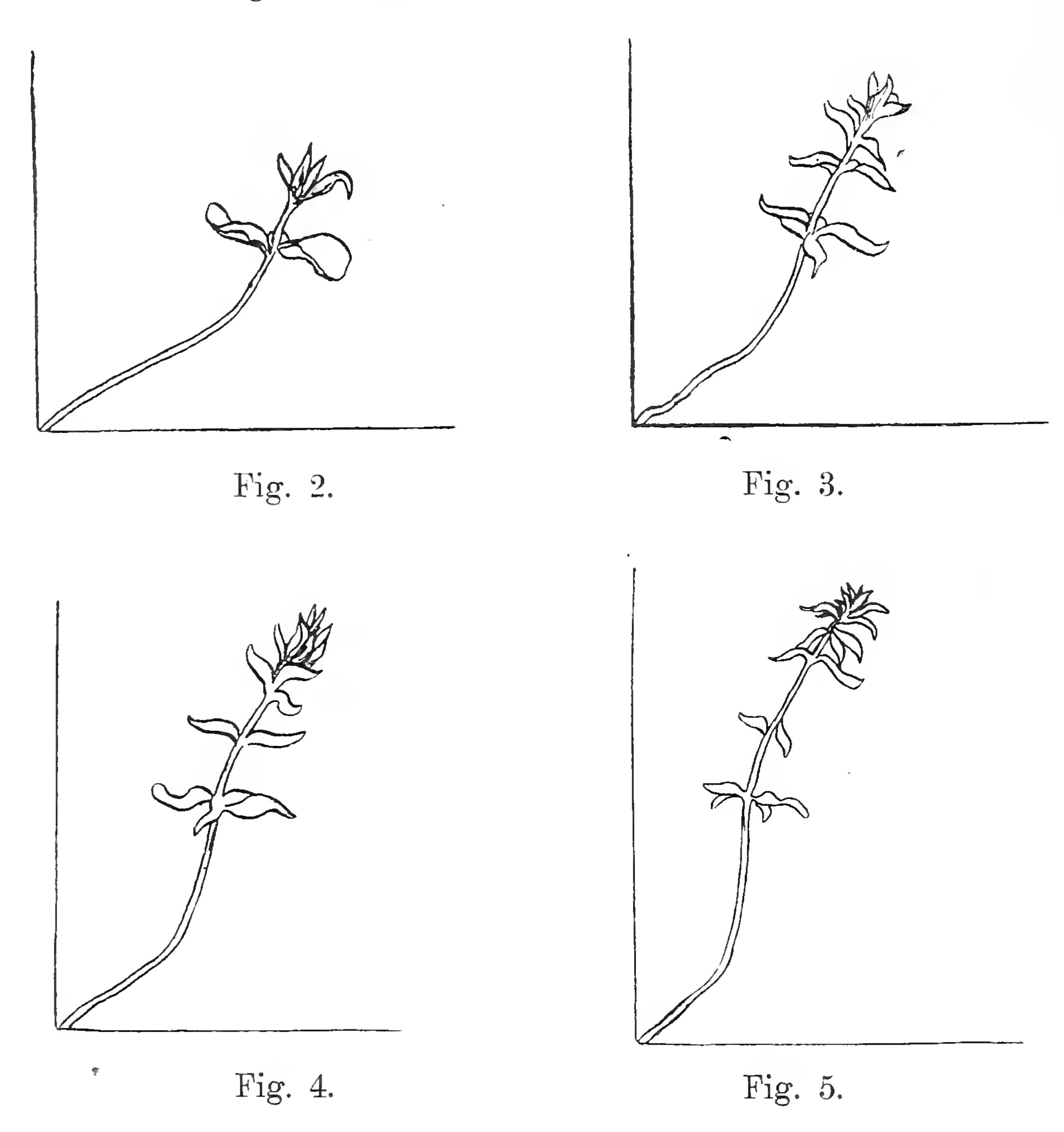


Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 4. Fig. 5.

Die erste Äußerung des negativen Geotropismus zeigt sich unmittelbar unter den Samenblättern. Der obere Teil des Hypokotyls richtet sich mit dem Hervortreten des *cauliculus* steiler auf. Von Tag zu Tag rückt diese geotropische Aufrichtung weiter herab am Hypokotyl. Der Geotropismus erobert also immerfort neues Terrain. Das ist keine Verstärkung, nur eine Erweiterung der Wirkungssphäre desselben. An jedem folgenden Tage ist der Fortschritt des Geotropismus nach unten ein geringerer als an dem vorangehenden Tage. Die Wirkung schwächt sich also beim Fortschreiten nach unten ab. Beide Umstände, der Beginn der Aufrichtung unmittelbar unter den Samenblättern und die zunehmende Abschwächung des Geotropismus bei jedem ferneren Herabschreiten

desselben, also bei zunehmender Entfernung von den Samenblättern, weisen darauf hin, daß der Herd, von welchem die geotropische Anregung ausgeht, bei den Samenblättern zu suchen ist. Wir werden kaum fehl gehen, wenn wir den *cauliculus* als das diese geotropischen Äußerungen beherrschende Organ ansehen. Bei Figur 2 bis 5 ist die Lage des Pflanzengipfels eine gleichmäßig schiefe. Der Phototropismus regiert diesen Gipfel in vorwiegender Weise. Von da an (Figur 6 und 7) ist eine Aufrichtung dieses Pflanzengipfels zu beobachten. In Figur 7 sehen wir den Gipfel geotropisch in die Verlängerung des gleichfalls geotropisch aufgerichteten Hypokotyles gestellt. Der Geotropismus war also vom 19. Mai an (Figur 6) noch verstärkt, er kombiniert sich mit dem noch immer fortwirkenden Phototropismus zu einer resultierenden Wirkung.

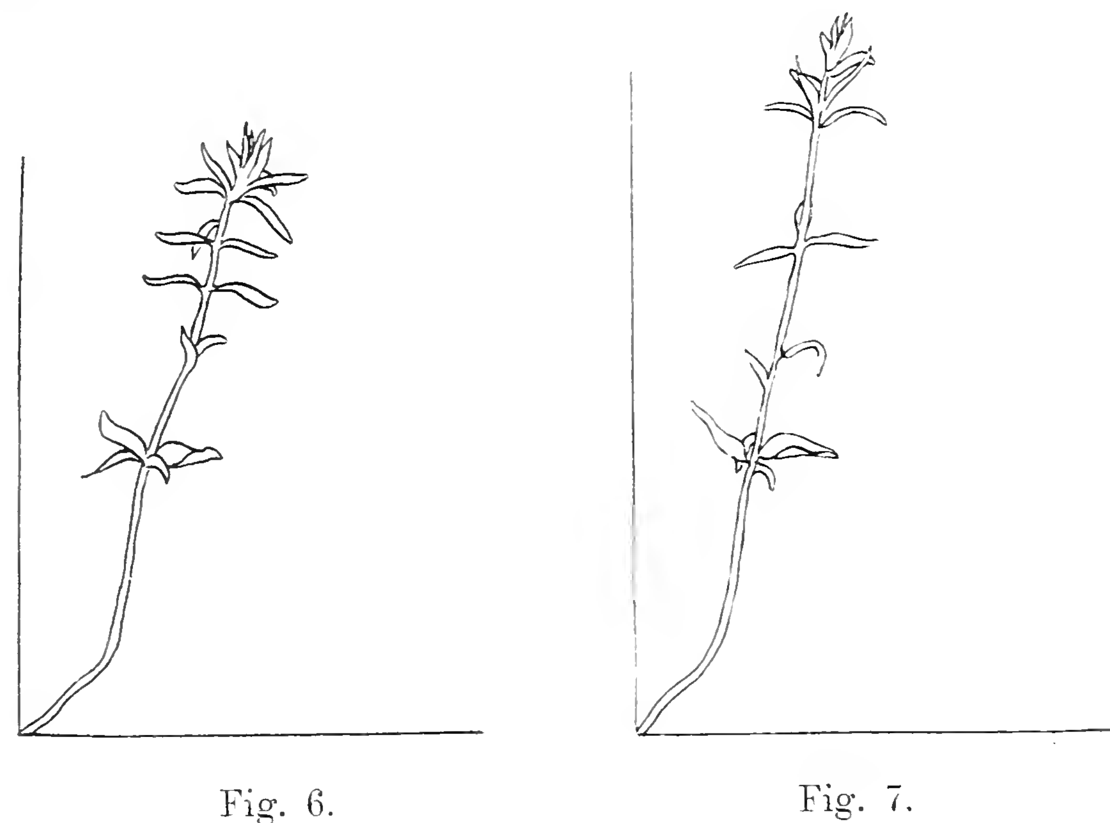


Fig. 6. Fig. 7.

Erste Verstärkung des negativen Geotropismus.

Schon die vorhin in 6 Wachstumsstadien betrachtete Planze wies in den letzten dieser Zustände nicht mehr ein bloßes Fortschreiten des Geotropismus nach tiefer gelegenen Teilen des Hypokotyls auf, sondern es trat, am auffallendsten in dem letzten Stadium (Figur 6 und 7), eine Aufrichtung des bis dahin (besonders in den Anfangsstadien) durch den Phototropismus in erheblichem Grade seitwärts abgelenkten Stengels ein. Dieser hat nunmehr nicht bloß eine ansehnliche Verlängerung durch energisches Höhenwachstum erfahren, sondern der Phototropismus ist von da an nicht mehr in demselben Grade wie vordem bestimmend für die Winkelgröße der Schiefneigung des Stengels. Es ist eine Aufrichtung erfolgt, welche uns zeigt, daß der Geotropismus nunmehr der stärker wirkende Reiz geworden ist.

Das könnte auf zweierlei Art geschehen sein. Entweder hat die Stärke des phototropischen Reizes abgenommen, während der geotropische Reiz seine Stärke beibehalten hat, oder der letztere

ist verstärkt worden, während der erstere unverändert blieb. In beiden Fällen wird eine Mittelstellung des Stengels zustande kommen. In den Figuren 8 und 9 ist ein Pflanzenpaar so abgebildet, wie es an zwei verschiedenen Tagen, nämlich am 2./6. und 7./6. sich hinsichtlich der Richtung des Hauptstempels darstellte. Die Veränderung des Verhältnisses zwischen Geotropismus und Phototropismus, welche zum Siege des ersteren über den letzteren führt, ist auch hier aus der Aufrichtung der zwei älteren Pflanzen zu entnehmen. Dieses Pflanzenpaar ist eben schon in die erste Phase der Blühnutation eingetreten, das jüngere noch nicht.

Es war nun versuchsmäßig zu entscheiden, welcher der beiden oben genannten Fälle eingetreten ist, eine Verstärkung des Geotropismus oder eine Schwächung des Phototropismus.

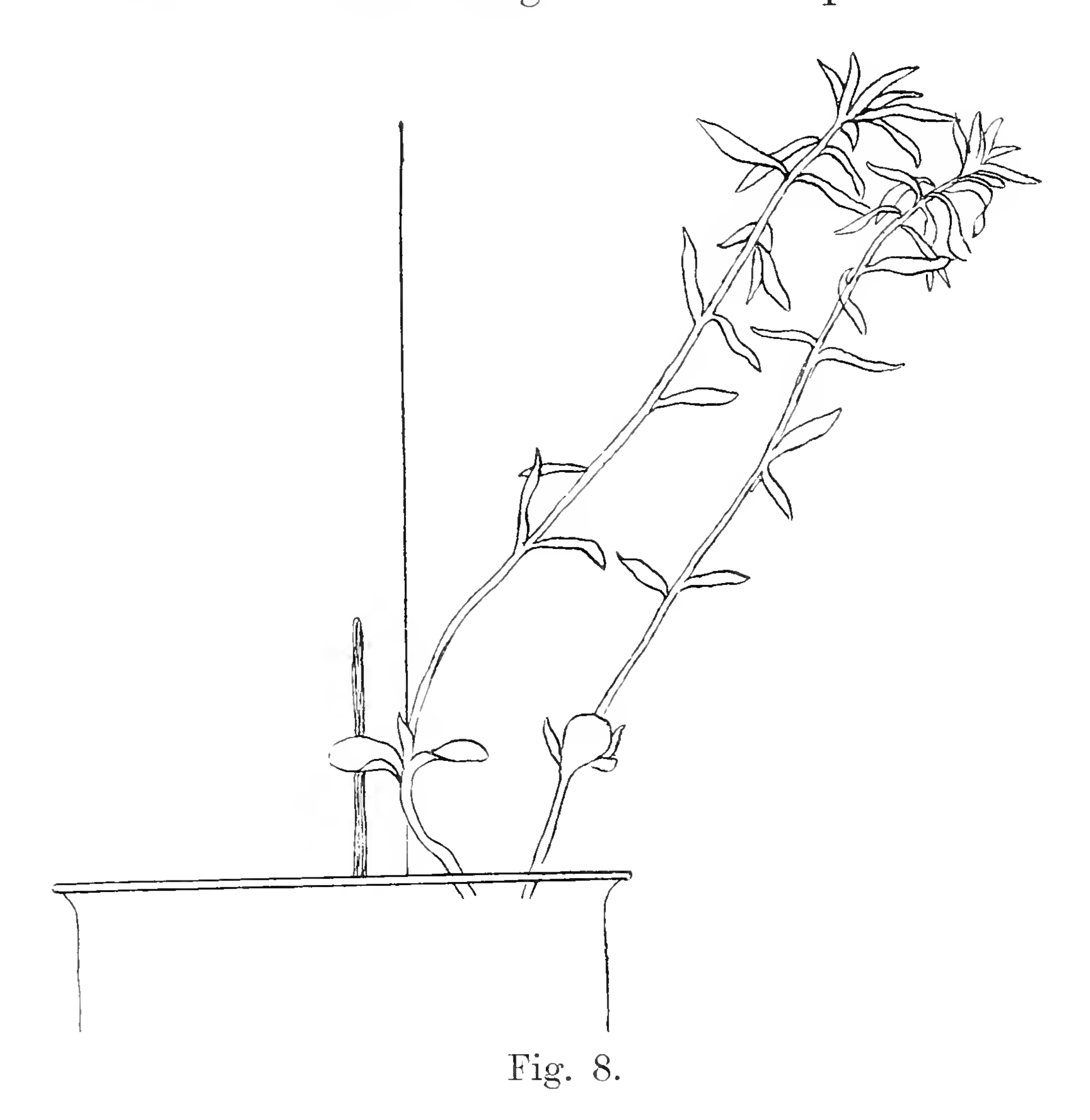


Fig. 8.

Zur Anstellung des Versuches benutzte ich zwei Gruppen von Leinpflanzen, von denen die eine um etwa 10 Tage später gesäet, beziehentlich aufgegangen war als die andere. Als die Pflanzen der zuerst gesäeten Gruppe die aus den Abbildungen (Figur 8 und 9) ersichtliche Aufrichtung vollzogen hatten, welche für den Eintritt in die erste Phase der Blühnutation charakteristisch ist, wurden beiderlei Gruppen in ganz gleichem Maße, und zwar so geneigt, daß die Stengel mit der Vertikallinie einen und denselben Winkel, etwa von 40°, einschlossen. Nach zwei Stunden zeigten die Pflanzen der früher gesäeten Gruppe schon eine deutlichere Aufrichtung als die jüngeren. Nach vier Stunden hatten die älteren Pflanzen den aufrechten Stand zuwege gebracht, die später gesäeten hinkten nach. Sie brauchten zu derselben Leistung, welche die

älteren Pflanzen ausgeführt hatten, eine halbe Stunde mehr an Zeit. Es beruht also die in Rede stehende Richtungsveränderung (Aufrichtung) auf einer Erstarkung des negativen Geotropismus.

Die von mir versuchsmäßig bewirkte Aufrichtung der Pflanzen erfolgte bei den beiden Gruppen nicht unter den gleichen mechanischen



Fig. 9.

Bedingungen. Die älteren Pflanzen waren erheblich höher, ihre Maße (ihr Gewicht) größer, die Schwerpunkte der einzelnen Pflanzen dieser Gruppe höher hinauf gerückt. Damit sind für die Aufrichtung dieser Stengel erheblich minder günstige Verhältnisse geschaffen, als die bei den jüngeren Pflanzen obwaltenden. Und doch siegten die älteren im Wettkampfe. Ihr Geotropismus war eben verstärkt.

Zusätze.

Der Lebensabschnitt, in welchen die Leinpflanze mit der eben geschilderten Aufrichtung eintritt, ist die erste Phase der Blühnutation (Vergleiche Pohl, „Der Thermotropismus der Leinpflanze“), zugleich die Periode thermotropischer Reizbarkeit dieses Gewächses. Auch gegenüber mehreren anderen Reizformen erweist sich unsere Pflanze während dieser Periode in hohem Grade empfindlich. Mit dem Eintritt der Leinpflanze in die thermotropische Periode ist gewöhnlich eine horizontale Überneigung des Gipfels derselben verbunden. Bei Pflanzen aus schwächlichen Samen unterbleibt diese Überneigung.



Fig. 10a.



Fig. 10b.

Von Wichtigkeit ist die Beziehung der Gipfelknospe einer solchen Pflanze mit überneigtem Gipfel zu der von dem letzteren eingenommenen Horizontalstellung.

Schneidet man die Gipfelknospen einer solchen Pflanze ab, so erhebt sich der übergeneigte Gipfel binnen etwa zwei Stunden bis zur aufrechten Stellung. An ein rein mechanisches Verhalten (Emporsteigen des Gipfels infolge geringerer Belastung) ist nicht zu denken. Es weist dies darauf hin, daß wahrscheinlich von der Gipfelknospe der Antrieb zur wagrechten Überneigung des ganzen Gipfels ausgegangen war und tätig erhalten wurde.

Eine zweite Ursache der Aufrichtung ist schon im „Thermotropismus“ [1]) angeführt worden. Setzt man die Pflanze (während der thermotropischen Periode) der direkten Sonnenstrahlung aus,

[1]) Pohl, Josef. Der Thermotropismus der Leinpflanze.

so erhebt sich der Gipfel derselben gleichfalls zur aufrechten Stellung. Dabei ist (siehe die dem „Thermotropismus der Leinpflanze“ entnommenen Figuren 10a und 10b) der Gipfel ein wenig schief der Sonne zugeneigt.

Mit dem Aufhören der Bestrahlung kehrt der Gipfel der Leinpflanze in die horizontale Lage zurück.

Bemerkenswert ist, daß auch bei unterbleibender Überneigung des Gipfels die thermotropische Reizbarkeit sich zur selben Zeit einstellt, wie wenn die Nutation stattgefunden hätte.

Zweite Phase der Blühnutation.

Die erste Phase der Blühnutation (die thermotropische Periode) dauert etwa 9 bis 11 Tage. Nach Verlauf dieser Zeit tritt die

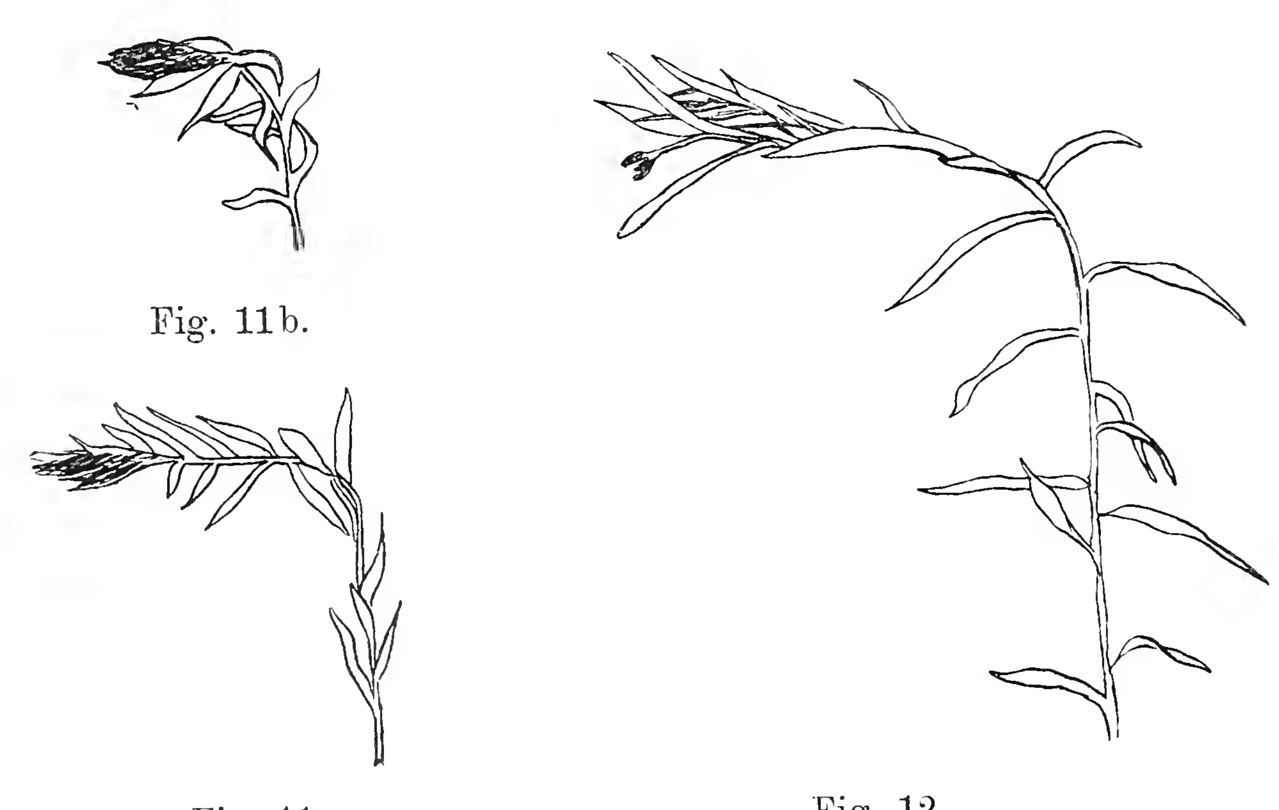


Fig. 11b.

Fig. 11a.

Fig. 12.

zweite Phase dieser Nutation ein. Der übergeneigte Gipfel entwickelt sich zu einer Blütenstandsachse, aus welcher zahlreiche Ästchen, welche Blütenknospen tragen, hervorsprießen. (Fig. 12.)

Bis zum Eintritte dieser Phase hatte Bestrahlung durch ungedämpftes Sonnenlicht die Wirkung, den übergeneigten Gipfel aufzurichten, also den Transversalgeotropismus für die Dauer der Bestrahlung unwirksam zu machen. Vom Eintritt der zweiten Phase angefangen vermag die Sonnenstrahlung dies nicht mehr zu vollziehen. Der Gipfel der Leinpflanze widersetzt sich von da an dieser Einwirkung. Der Transversalgeotropismus scheint also verstärkt worden zu sein.

Bei Exemplaren, die aus schwächlichen Samen hervorgegangen sind, tritt, wie oben angegeben, die horizontale Überneigung zu Beginn der thermotropischen Periode nicht ein. Bei solchen Pflanzen erfolgt, seltene Ausnahmen abgerechnet, die Überneigung zu Beginn der zweiten Phase, was sich schon aus dem Zeitunter-

schiede und aus der Entwicklung des Gipfels schließen läßt. Der Transversalgeotropismus hat sich also doch endlich geltend gemacht. Man muß daher annehmen, daß er bei Pflanzen, die schon bei Beginn der thermotropischen Periode die Überneigung vollzogen hatten, jetzt bei Eintritt der zweiten Phase verstärkt worden ist. Das ist ein zweiter Grund für dieselbe Annahme. Wir werden also sagen dürfen, daß zu Beginn der zweiten Phase die Blühnutation (Periode d e), der Transversalgeotropismus der Leinpflanze eine Verstärkung erfahren hat, welche auch in der nächsten Periode (c f, Blütezeit) noch fortdauert. Die drei Perioden für die Geltung dieser Form des Geotropismus sind also die Abschnitte c d, d e und e f, besonders die beiden letztgenannten. Die Aussprossungen des Blütenstandes (Blütenknospen tragende Ästchen) sind während der Periode

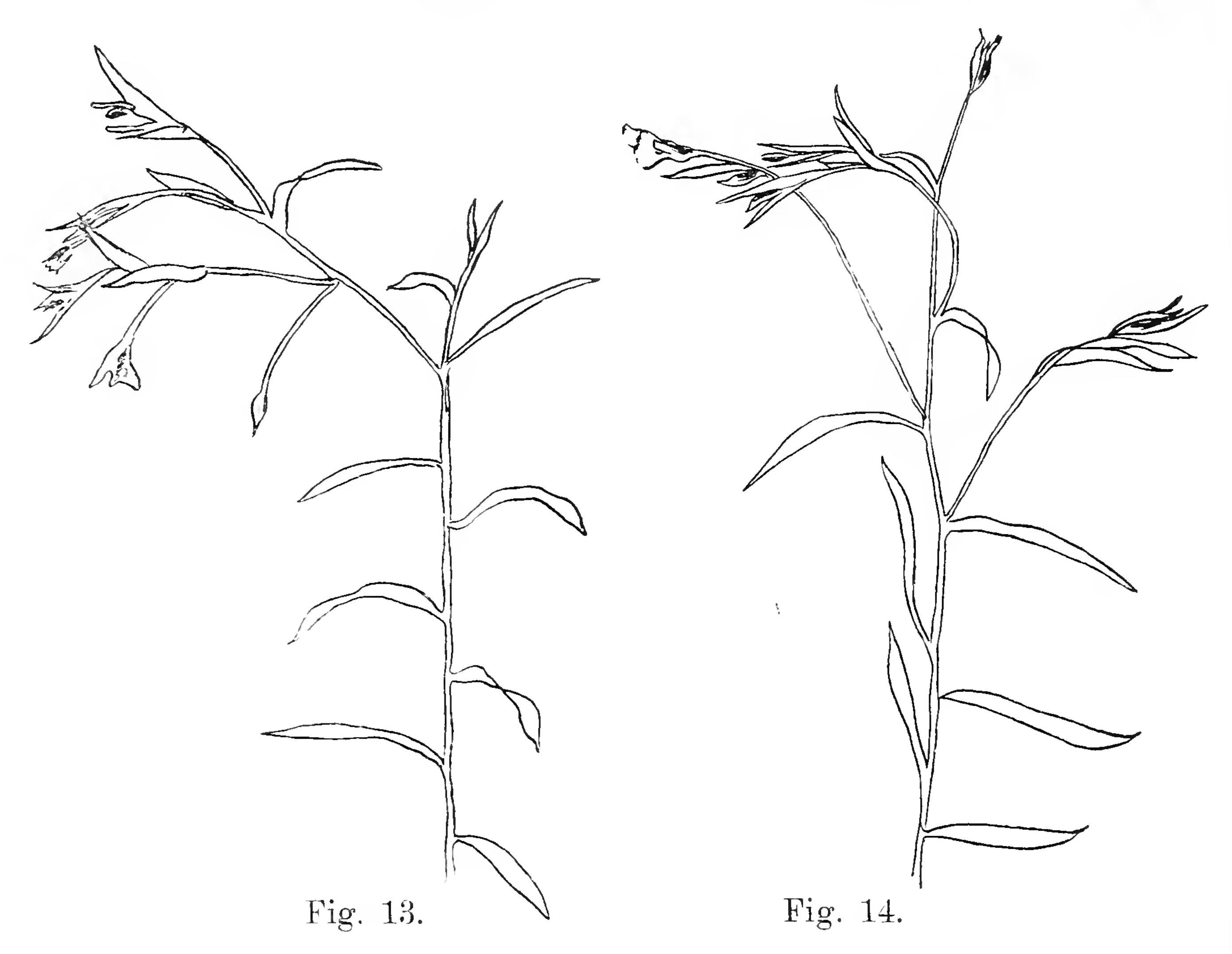


Fig. 13. Fig. 14.

d e für den Reiz des zerstreuten Tageslichtes sehr empfindlich (phototropisch reizbar).

Nächtliche Aufrichtung.

Während des eben behandelten Lebensabschnittes der Leinpflanze, welchen wir die zweite Phase der Blühnutation genannt haben (Periode d e), richten sich im Dunkel der Nacht die zu dieser Zeit schon wohl entwickelten Blütenstiele aus ihrer horizontalen Lage negativ geotropisch auf. Stahl hat diese nächtliche Aufrichtung von Pflanzenachsen durch eine in der Dunkelheit sich ändernde Stimmung der betreffenden Pflanzen erklärt. Wir begegnen dieser nächtlichen Aufrichtung der Leinpflanze noch an anderer Stelle. Zu Beginn der ersten Phase der Blühnutation

(der Periode c d) richtet sich, wenigstens am ersten Tage der horizontalen Überneigung, in der auf die Ausführung derselben folgenden Nacht, der wagrecht ausgestreckte Gipfel negativ geotropisch auf, bei manchen Exemplaren geschieht dies am darauf folgenden Tage nochmals. Bei solchen Exemplaren welche sich während der ersten Phase (c d) nicht wagrecht übergeneigt haben, dies jedoch zu Beginn der zweiten Phase (d e) nachholen, ist ebenfalls, wenn vielleicht auch nicht in jedem Falle, eine einmalige Aufrichtung des Gipfels in der Dunkelheit zu beobachten.

Durch die nächtliche Aufrichtung werden die gehobenen Pflanzenteile vor einer zu weit gehenden Abkühlung geschützt.

Hebung der Hauptachse des Blütenstandes.

Hat die Leinpflanze die zweite Phase der Blühnutation mit ihrem gesteigerten Höhenwachstum durchmessen, ist das in der Fig. 1 mit e bezeichnete Entwicklungsstadium erreicht, so geht mit dem übergeneigten Gipfel eine Veränderung vor sich. Schon während der mit d e bezeichneten Periode entwickelt der horizontal übergeneigte Gipfel zahlreiche Triebe, welche jetzt schon Blütenknospen tragen. Nunmehr ist die Zeit für den Beginn des Blühens gekommen. Sowie die Pflanze in ihrem Höhenwachstum (besser gesagt in ihrer Gesamtentwicklung) bei der in Fig. 1 mit e bezeichneten Ecke angekommen ist, hebt sich binnen kurzer Zeit eben dieser horizontal übergeneigte Gipfel, die Achse des nunmehr hinreichend entwickelten Blütenstandes, stellt sich aufrecht und damit hat die Blütezeit begonnen. Gleich am darauffolgenden Tage stellt sich heraus, daß jetzt schon die erste Blüte befruchtet ist. Es zeigt sich dies an dem sich nunmehr geotropisch aufrichtenden Stiele dieser Blüte. Sehr bald ist auch die zweite Blüte befruchtet und so geht die Blütezeit mit fließender Grenze in die Zeit des Fruchtens über. Bemerkenswert ist der ausgesprochene Transversalgeotropismus, welcher an der Pflanze in diesem Stadium zu beobachten ist.

Periode des Fruchtens. Nochmalige Verstärkung des negativen Geotropismus.

Es wurde um den Gipfel einer Leinpflanze, welche sich diesem Stadium näherte, eine Schlinge gelegt, welche der Pflanze immerhin einen Spielraum zur Bewegung ließ (etwa 15°). Sie konnte sich nach rechts oder links, vor- oder rückwärts bewegen. Die Pflanze wurde in der Nähe eines Fensters gehalten, das bisweilen geöffnet werden mußte. Durch den hierbei entstehenden Luftzug, wohl auch durch andere Umstände, wurde die Pflanze, deren Stengel sich jetzt noch mehr als vordem aufrecht gerichtet hatte, ziemlich oft aus ihrer vertikalen Stellung absichtlich nach der Seite umgelegt, soweit es eben die Schlinge gestattete. Sie richtete sich nicht so schnell auf, als dies etwa durch Elastizität erfolgt wäre. Sie verblieb vielmehr einige Zeit (z. B. durch eine Viertelstunde) in derselben. Aber nach dieser Zeit kehrte sie, und zwar merkwür-

digerweise jedesmal wie mit einem Sprunge, in ihre aufrechte Stellung zurück. Das wurde nicht ein- oder zweimal, sondern häufig beobachtet, da die Ablenkung der Pflanze oft erfolgte. Es zeigt sich in diesem Verhalten deutlich die Verstärkung des Geotropismus. Bei einer Pflanze, welche etwa zwei Meter vom einzigen Fenster des betreffenden Wohnraumes entfernt gehalten wurde, daher in erheblichem Maße unter dem Einflusse einseitigen Lichtreizes stand, schloß der Leinstempel vor der ersten Aufrichtung (während der mit b c bezeichneten Periode) mit der Vertikallinie einen Winkel von etwa 70° ein. Nach der ersten Verstärkung



Fig. 15.

des Geotropismus (bei c) verminderte sich derselbe auf 30°, nach der zweiten, soeben besprochenen Verstärkung auf weniger als 10°. Die Pflanze stand nunmehr beinahe lotrecht da.

Die soeben besprochene Aufrichtung des Stengels erfolgt erfahrungsgemäß dann, wenn die ersten zwei Blüten befruchtet sind.

In der Ökonomie der Leinpflanze spielen die beiden geschilderten Aufrichtungen des Stengels eine nicht unwichtige Rolle. Gleichzeitig mit der ersten Aufrichtung infolge von Verstärkung des Geotropismus tritt das Gewächs in ein gesteigertes Höhenwachstum ein. Dadurch wird die Gefahr des Umfallens des Stengels vergrößert. Die Pflanze vermindert aber selbsttätig diese Ge-

fahr durch Aufrichtung der Hauptachse und überhaupt durch Verstärkung ihres Geotropismus.

Von neuem wächst diese Gefahr durch die sich beim Fruchten vergrößernde Last des Gipfels, welcher bis zur beginnenden Blütezeit von der Pflanze noch stark gehoben wurde. Und abermals hebt die Pflanze den Stengel und stattet ihn mit verstärktem Geotropismus aus, so daß er auch nach zufälliger Ablenkung sich aus eigener Kraft wieder aufrichtet. Zu erinnern ist auch an die Rolle, welche die aufrechte Stellung bei der Ausstreuung der Samen zu spielen berufen ist. Bemerkenswert ist die schwindende Geltung des Transversalgeotropismus, den wir doch an der blühenden Pflanze so kraftvoll wirksam sahen.

Es tritt aber an seinerstatt eine andere Form des Geotropismus in Tätigkeit. Die eben besprochene Figur 15 ist nach der Natur am 1. Juli aufgenommen. Am 5. August fingen die Enden der vegetativen Zweige an, sich schief nach oben zu richten. Der negative Geotropismus hat jetzt Besitz von der Pflanze ergriffen, deren oberirdischen Anteil er in absehbarer Zeit beherrschen wird. Am Stiele der befruchteten Blüte hatte er sich zuerst gezeigt, dann war der ganze Fruchtstand in seine Gewalt geraten, nunmehr auch der Rest, soweit er nicht in der Erde steckt. Auf die Bedeutung der Aufrichtung des Fruchtstandes für zeitgerechte und möglichst weit sich erstreckende Aussaat der Samen haben die Lehrbücher der Botanik schon längst aufmerksam gemacht.

Ein Rückblick.

Wir haben nunmehr eine Übersicht über die Entwicklung der Leinpflanze gewonnen. Überblicken wir die Phasen derselben an der Hand der Figur 1, so zeigt sich uns das interessante Ergebnis, daß an den Grenzen zwischen den einzelnen Perioden geotropische Erscheinungen sich einstellen, welche, Marksteinen vergleichbar, diese Perioden von einander trennen.

Bei b beobachten wir die Anlage des *cauliculus*. Dieser gehört allerdings nicht zu den geotropischen Erscheinungen. Aber die Beziehung zwischen den letzteren und dem genannten Stengelgebilde ist bereits oben besprochen worden. Bei c sehen wir die erstmalige Erstarkung des negativen Geotropismus zu Beginn der thermotropischen Periode. Jetzt erfolgt auch die horizontale Überneigung des Gipfels. Bei d begegnen wir der Verstärkung des bei c in die Erscheinung getretenen Transversalgeotropismus zu Beginn der zweiten Phase der Blühnutation. Bei e tritt die Hebung der Blütenstandachse ein, damit die Blütenperiode. Bei f zeigt sich uns die zweite Verstärkung des negativen Geotropismus. Die Pflanze ist in die Periode des Fruchtens eingetreten.

Wir beobachten aber auch einen Parallelismus zwischen den geotropischen Erscheinungen und den Entwicklungszuständen der Blüte, beziehungsweise der Samenknospen. Bei c sehen wir die Verstärkung der Gipfelknospe, bei d die Knöspchen tragenden Stiele, bei e die zum Aufbrechen reifen Blüten, bei f schon solche, die wegen

bereits erfolgter Befruchtung ihre Stiele geotropisch aufgerichtet haben. Der oben behauptete Parallelismus ist hiermit nachgewiesen. Wir dürfen nunmehr wohl auf eine maßgebende Rolle der Blüten (Samenknospen) bei der Hervorrufung der geotropischen Erscheinungen schließen.

Weckung des Transversalgeotropismus.

Der Transversalgeotropismus läßt sich an der Leinpflanze unter passend gewählten Umständen künstlich hervorrufen. Das Wachstumsstadium der Pflanze, in welchem dies durchführbar ist, und die zu verwendenden Pflanzenglieder gehen aus den Figuren 16 und 17 hervor.

Neigt man den Stengel einer Leinpflanze, welche sich in dem für den Versuch geeigneten Wachstumsstadium befindet, nach der

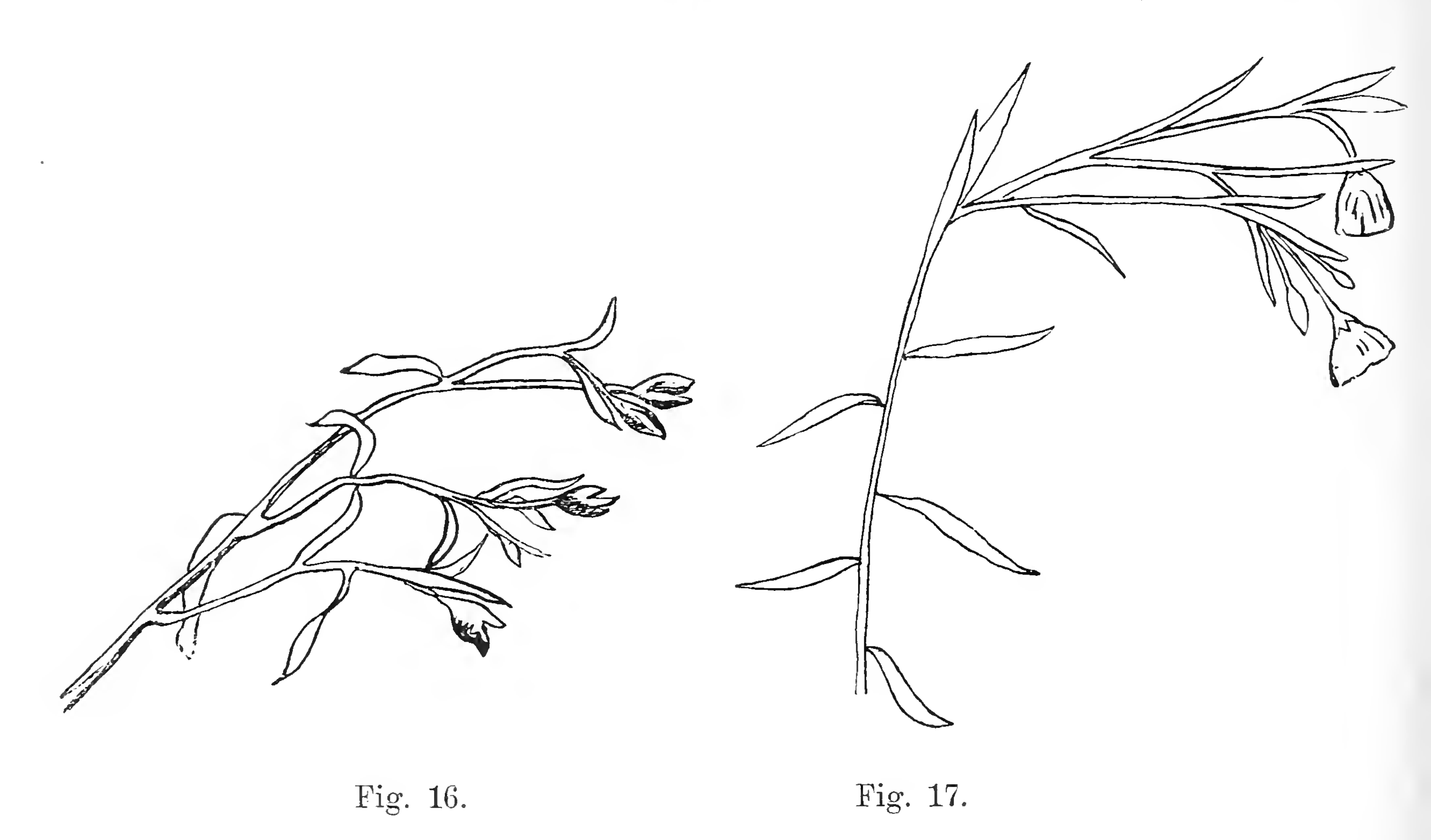


Fig. 16. Fig. 17.

Seite, z. B. um 40—50°, und hält ihn dann, etwa mittels eines am anderen Ende irgendwie befestigten Fadens, in der ihm auf diese Art angewiesenen Lage fest, so legt sich der Blütenstand genau horizontal um, allerdings nur langsam. Etwa nach 2 Stunden, ist diese horizontale Lage endgültig erreicht. (Figuren 16 und 17.)

Lassen wir den Faden los, so richtet sich allmählich der Stengel auf. Wenn ein Nachmittag zum Versuche benützt wurde, so zeigt sich am nächsten Morgen der Blütenstand in die Lage zurückgekehrt, die er vor dem Versuche eingenommen hatte.

Sonnenstrahlen und Transversalgeotropismus.

Der Transversalgeotropismus kann an der Leinpflanze nicht bloß eine Verstärkung erfahren (zu Beginn der zweiten Phase der

Blühnutation), er unterliegt auch bisweilen einer auffallenden Schwächung, ja sogar einer scheinbaren Vernichtung. Schon zur Zeit der ersten Phase der Blühnutation können wir beobachten, wie die Sonnenstrahlung diese Form des Geotropismus aufhebt, so daß nunmehr der vordem wagrecht ausgestreckte Gipfel der Pflanze sich emporhebt und der Sonne zuneigt. (Fig. a und b.)

Der Fall der Auslöschung des Transversalgeotropismus tritt insbesondere dann ein, wenn ein durch denselben, z. B. durch Schiefziehen des Hauptstengels horizontal geneigter Leinpflanzengipfel der direkten Bestrahlung durch die Sonne ausgesetzt wird. Die Figuren 18 und 19 zeigen den Erfolg solcher Bestrahlung, die Form ihrer Einwirkung auf den horizontal geneigten Pflanzen-



Fig. 18a. Fig. 18b.

gipfel. Das Gemeinsame dieser Figuren ist das Bild der Erschlaffung, welches sich dem Beschauer an den bestrahlten Pflanzengipfeln darbietet. Der Gipfel ist nicht mehr wagrecht geneigt, sein Ende sinkt herab.

Besonders belehrend ist die zweite Figur (Nr. 18 a und b). Der Gipfel der dort gezeichneten Pflanze ist (siehe die linksgezeichnete Figur 18a) durch Schiefziehen des Hauptstengels in die wagrechte Lage versetzt worden. Dann setzte man diesen Gipfel den Sonnenstrahlen aus. Die hierdurch bewirkte Erschlaffung ist in dem Erfolge besonders deutlich erkennbar. Nach dem Eintritte der völligen Erschlaffung wurde die Pflanze der Wirksamkeit der direkten Sonnenstrahlen entzogen. Der Stengel a richtete sich allmählich aus seiner schiefen Lage empor. Mit dieser Lagenänderung zugleich begann auch der Wiedereintritt der transversalgeotropischen

Überneigung. Diese vollzog sich während des Nachmittags und im Dunkel der darauf folgenden Nacht.

Der Zeichner hat vor Anfertigung der Figur 18 a und b, welche den Blütenstand vor der Bestrahlung und späterhin nach Wiedereintritt der horizontalen Lage vorführt, das Kulturgefäß mit der Leinpflanze um 180° horizontal gedreht. Der Blütenstand erscheint daher auf dieser Figur nach links ausgestreckt (10 b),

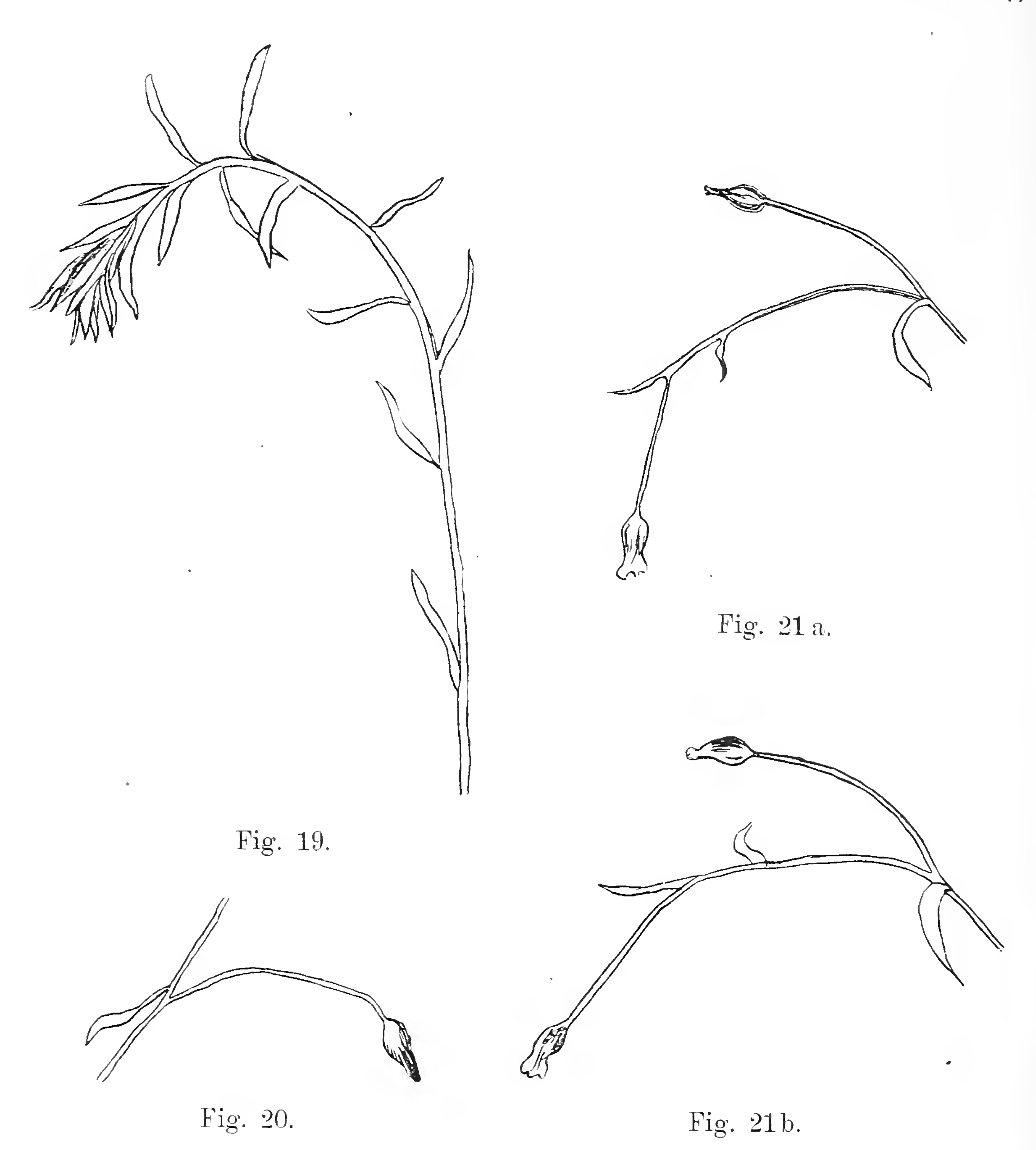


Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21 a.

Fig. 21 b.

während er auf der korrespondierenden Figur 18 a (welche den Erfolg der Bestrahlung vorführt) nach rechts gewendet erscheint.

Interessant ist die Einwirkung des strahlenden Sonnenlichtes auf die Stiele schon geöffneter Blüten. Figur 20 zeigt uns eine noch nicht geöffnete Blüte. Der Stiel derselben ist horizontal ausgestreckt. Das Ende desselben, welches die Blüte selbst trägt, hängt unter einem gewissen Winkel (dem sogenannten Horizontalwinkel) schief herab. Figur 21 zeigt uns wieder eine Leinblüte.

Der Stiel ist gleichfalls wagrecht geneigt, aber nicht mehr genau. Unter dem Einflusse der Sonnenstrahlung hat er angefangen sich zu heben. (Die Zeichnung wurde um 8 Uhr vormittags angefertigt.) Der Transversalgeotropismus des Stieles ist durch die Sonnenstrahlung geschwächt worden. Mit der zunehmenden Sonnenhöhe hat sich auch die Lage des Stieles geändert. Er wendet sich, beziehentlich die Blüte, der Sonne zu, hebt sich also bis zur Mittagsstunde. (Figur 21.)

Schon oben wurde erwähnt, daß bei Leinpflanzen, welche sich in der ersten Phase der Blühnutation befinden (c d), durch Sonnenstrahlung der horizontal übergeneigte Gipfel veranlaßt wird, sich ungefähr vertikal emporzurichten. (Figur 10, dem „Thermotropismus der Leinpflanze“ entnommen, veranschaulicht diesen Erfolg.)

Der Einfluß des Wassers auf Alicularia scalaris.

Von

A. J. M. Garjeanne in Venlo.

Mit Tafel IX und X.

Die Regeneration der Lebermoose ist, nachdem sie von Vöchting für die Marchantien festgestellt wurde, häufiger Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Am ausführlichsten ist wohl die Arbeit von Kreh, der die Regeneration bei den verschiedenen Lebermoosgruppen und für fast alle Organe beschrieben und abgebildet hat. Dadurch steht jetzt fest, daß die meisten Organe, wenn sie auf irgend welche Weise abgetrennt werden, zu neuen Pflanzen auswachsen können. Bei den akrogynen Jungermannien kann die Regeneration aber auf verschiedene Weise stattfinden. Eine Regeneration im strengsten Sinne findet niemals statt, aber aus irgend welcher Zelle oder Zellgruppe (mit Ausnahme, nach Kreh, von den Antheridien) bilden sich: neue Sprosse oder erst, und dann zwar aus einer einzigen Zelle: ein Protonema, das später zu einer neuen Pflanze auswachsen kann.

Bei allen Versuchen über die Regeneration der Lebermoose wurden Stengelstücke, Blätter-, Zellgruppen oder gar einzelne Zellen auf irgend welche Weise abgetrennt und weiter kultiviert. Unter günstigen Bedingungen tritt dann die Bildung von Regenerationssprossen oder von Sproßvorkeimen ein. Bekanntlich sind aber regenerierende Lebermoose in der Natur nicht so selten und es fragt sich, ob der Reiz zur Regeneration vielleicht noch von anderen Ursachen ausgehen kann als von gewaltsamer Abtrennung, Verwesung von Gewebepartien usw.

Daß in den folgenden Zeilen speziell über den Einfluß des Wassers gesprochen wird, findet seine Erklärung darin, daß im Oktober 1912 ein ganzer Rasen von *Alicularia scalaris*, der etwa 5 cm tief unter Wasser gewachsen war, mit zahlreichen Regenerationssprossen eingesammelt wurde. Auf der Hauptterrasse des Maastales unweit Venlo werden kleinere Stellen von den herbstlichen Regengüssen häufig auf mehrere Wochen inundiert, und die eingesam-

melten Alicularien befanden sich in dieser Lage. Natürlich waren sie im Frühjahr oder im Sommer auf trockenem Boden gewachsen und erst später unter Wasser gekommen. Da nun recht zahlreiche, kleinblätterige stolonenartige Zweige sich an der Ventralseite der meisten Stämmchen gebildet hatten und solche Stolonen unter normalen Umständen bei *Alicularia scalaris* niemals vorkommen, lag es von vornherein nahe, die Ursache der Stolonenbildung in der Inundation zu suchen.

Dieselben Regenerationserscheinungen, welche verursacht wurden durch Isolation von Organen oder Organteilen, konnten also vielleicht eintreten unter dem Einfluß des Wassers. Es ist klar, daß in der Natur eine zeitweilige Inundation mindestens ebenso häufig vorkommen wird, als eine Abtrennung von Zweigen und Blättern, und daß die Inundation weit mehr Pflanzen beeinflussen wird, als die zufälligen Verwundungen.

Die Regenerationserscheinungen unter dem Einfluß des Wassers wurden für *Alicularia scalaris* untersucht im Winter, Frühling und Sommer. Daß Regenerationssprosse sich auch im Herbst bilden können, wurde durch den Fund des obengenannten Rasen bewiesen.

Die Untersuchung unter verschiedenen Umständen ergab mehr, als erwartet wurde. Die Regeneration zeigte verschiedene Stufen, welche in bestimmter Folge auftreten. Daneben konnte beobachtet werden, daß unter dem Einfluß des Wassers die verschiedenen Organe des Lebermooses mehr oder weniger eingreifende Änderungen zeigten.

Die zu untersuchenden Alicularien wurden in Glasdosen von 5 Zentimeter Tiefe unter Wasser kultiviert. In einigen Fällen wurden die eingesammelten Aliculariarasen etwas zurechtgeschnitten und dann in ihre Glasdose gelegt. Diese Pflanzen blieben also ganz intakt.

In anderen Fällen wurden Alicularia-Pflänzchen sorgfältig isoliert und von anhaftenden Bodenteilchen soweit gereinigt, wie das ohne Verletzung eben möglich erschien. Bei diesen Exemplaren ist dadurch die Möglichkeit einer Verletzung nicht ausgeschlossen. Schließlich wurden auch abgeschnittene und abgebrochene Stammstücke in Kultur genommen.

Alle Pflanzen wurden anfänglich vollständig mit Wasser überdeckt. Es zeigte sich, daß das Wasser in den Gefäßen, welche ganze Aliculariarosen enthielten, nach wenigen Tagen häufig verfaulte. Das faule Wasser wurde dann erneuert und blieb dann meistens genügend rein. In älteren Kulturen, besonders in die von abgeschnittenen und von isolierten Pflänzchen, traten später häufig Algen in größeren Mengen auf, ohne aber störend zu wirken.

Im Allgemeinen bekommt man den Eindruck, daß das submerse Leben in den ersten Tagen für *Alicularia scalaris* nicht schädlich ist. Alsbald aber reizen die einem Mesophyten nicht zusagenden Lebensverhältnisse zu Regenerationserscheinungen; auch aber entwickelten sich die neugebildeten Teile nicht immer ganz normal.

Mit der Dauer der Submersion steigt auch ihr schädigender Einfluß, die Alicularien fangen an abzusterben (wenn auch nur noch stellenweise) und neue Regenerationserscheinungen treten auf.

Schließlich, und zwar erst nach mehreren Monaten, ist der ganze lebende Zellinhalt desorganisiert, das Gewebe der Blätter und des Stammes fängt zu verwesen an. Aber eben in diesen Umständen bleibt das Leben noch erhalten in dauersporen- oder zystenähnlichen Zellen, welche zwischen den ausgebleichten Blatt- und Stammzellen sofort durch ihre tiefgrüne Farbe auffallen.

Wir werden jetzt die Eigentümlichkeiten von *Alicularia scalaris* unter dem Einfluß des Wassers etwas ausführlicher besprechen. Der Einfluß des Wassers äußert sich in

a. Quellung der Chlorophyllkörner;
b. Änderungen der Zellwandverdickungen und der Ölkörper;
c. Degeneration des lebendigen Zellinhalts;
d. Regenerationserscheinungen;
e. Abnorme Blattformen, Mißbildungen bei Antheridien, Bildung von zahlreichen Schleimzellen an den Amphigastrien.

a) **Die Chlorophyllkörner.**

Während die Farbe der *Alicularia scalaris* gewöhnlich eine weich-grüne, häufig sogar gelblich-grüne ist, zeichnen sich die submersen Exemplare bisweilen schon nach wenigen Tagen durch ihre tiefere sattgrüne Farbe aus. Später verschwindet diese dunklere Tonung wieder.

Untersucht man solche dunkelgrüne Alicularien bei schwacher Vergrößerung, so scheint der ganze Zellinhalt grün gefärbt; die einzelnen, normalerweise scheibenförmigen Chlorophyllkörner sind nicht mehr zu unterscheiden. Bei stärkerer Vergrößerung ergibt sich, daß die Chlorophyllkörner sich stark vergrößert haben, bis sie, durch gegenseitige Berührung, polygonale Gestalt bekommen haben und so die ganze Zellwand mit einer grünen Fläche bedecken. Gleichzeitig werden die Umrisse der einzelnen Chlorophyllkörner weniger scharf, eine Eigentümlichkeit, welche auch bei echten Wasserpflanzen nicht selten zu beobachten ist.

Dadurch, daß das Chlorophyll in älteren Blättern nach einigen Wochen bis Monaten desorganisiert wird und verschwindet, verbleicht die dunkelgrüne Farbe allmählich.

Die Blätter der Regenerationssprosse sind hellgrün gefärbt und behalten diese Farbe, bis auch hier Absterbungserscheinungen sichtbar werden. Die Quellung der Chlorophyllkörner findet also bei den unter Wasser neugebildeten Blättern nicht statt oder nur in solch geringer Masse, daß sie nicht zu beobachten ist.

Eine Quellung von Chlorophyllkörnern unter dem Einfluß des Wassers ist eine weit verbreitete Erscheinung. Bei angeschnittenen oder auf andere Weise verwundeten Zellen tritt sie schnell auf; in intakten Zellen erst später. Häufig wird eine solche Quellung begleitet von Formänderungen, besonders Bildung von kurzen Aus-

läufern oder von kleinen, anhaftenden tröpfchenähnlichen Auswüchsen. Bei *Alicularia* findet nur ziemlich starke Quellung statt und die damit notwendig verbundenen Formänderungen durch Kontakt.

Die beschriebenen Änderungen der Chlorophyllkörner treten viel stärker und viel schneller auf, wenn die Chlorophyllkörner den Einfluß von oberflächenaktiven Stoffen empfinden. Sie wurden von Erna Liebaldt ausführlich untersucht. Die oben für *Alicularia scalaris* genannten Änderungen stellen das erste Stadium dar in einer Reihe von Änderungen, deren weitere Stadien nicht durch Wasser verursacht werden können. Liebaldt faßt die Quellung und damit verbundenen Formänderungen unter dem Namen Agglutination zusammen.

Daß die unter Wasser neugebildeten Chlorophyllkörner keine merkbare Agglutination zeigen, ist eben wiederum für die so plastischen Lebermoose charakteristisch.

Jedenfalls machen die Alicularien durch ihre unter Wasser dunklere Farbe anfänglich nicht den Eindruck, sich in weniger günstigen Umständen zu befinden und erst die bald darauf eintretende Desorganisation zeigt uns, daß der Einfluß des Wassers von vornherein ein schädlicher gewesen sein muß.

a) **Zellwandverdickung und Ölkörper.**

Daß keine Änderungen in die Verdickungen der ausgewachsenen Veränderungen der Zellen eintreten, ist bei der großen Resistenz der Zellwände gegen Wasser a priori deutlich. Bei den neugebildeten Teilen unterbleibt die Bildung der kollenchymatischen Eckverdickungen fast vollständig. Weil bei normal gewachsenen Alicularien die Verdickung der Zellwände eine sehr verschiedene sein kann, ist es begreiflich, daß auch bei den unter Wasser gewachsenen neuen Teilen einige Variation vorkommt. Eigentümlich ist, daß die Randzellen der neugebildeten Blätter und bisweilen noch eine darunter gelegene Zellreihe gebräunte Zellwände zeigen können. Die Braunfärbung der Zellwände kommt bei normal gewachsenen Pflanzen besonders an älteren oder an trockenen und sehr stark beleuchteten Stellen gewachsenen Pflanzen vor. Es lag vor der Hand, stärkere Beleuchtung auch als Ursache der Braunfärbung von jungen, unter Wasser gewachsenen Zellwänden anzusehen, wenn nicht die Bräunung fast hauptsächlich und am regelmäßigsten bei den Amphigastrien auftrat.

Die Ölkörper aller Lebermoose sind bekanntlich in ihrer Form und Zahl ziemlich konstant, doch zeigen sie eben bei *Alicularia scalaris* genügende Abweichungen, um als diagnostisches Merkmal nur untergeordnete Bedeutung zu haben. Statt der gewöhnlichen, ellipsoidischen Gestalt findet man rein kugelige und fast stabförmige Gebilde, und während sie meistens nur aus 2 bis 3 Stücken zusammengesetzt sind, konnten auch solche beobachtet werden, die aus 4 bis 10 Teilen aufgebaut waren. Ebenso schwankt die Zahl zwischen 1 und 10; im letzteren Falle sind die Ölkörper entsprechend kleiner. In den unter Wasser neugebildeten Blättern haben die

Ölkörper gewöhnlich die Form, welche man auch in den älteren Blättern vorfindet, doch gibt es Ausnahmen, und besonders sind die Fälle interessant, wobei die neugebildeten Ölkörper runzelige bis warzige Oberfläche zeigen. Solche warzig rauhe Ölkörper sind bei *Alicularia geoscypha* normal.

c) Die Degeneration des Zellinhalts.

Nach kürzerer oder längerer Zeit beginnt die Desorganisation des lebendigen Zellinhalts, gewöhnlich mit einem Zusammenziehen des Protoplasten. Die Chlorophyllkörner entfärben sich, bleiben aber im Umriß deutlich sichtbar, während auch die Ölkörper meistens in einzelne Öltröpfchen zerfallen. Das Zellnetz tritt immer deutlicher hervor, und nach mehreren Monaten ist das Zellnetz das einzig Übergebliebene. Die Blätter sind im Allgemeinen resistenter als die Stämmchen, hierin suchen allerhand Pilze und besonders Grünalgen eine Wohnung. Ziemlich konstant trat in den Kulturen *Kirchnerella lunaris* auf, deren Kolonien häufig in den absterbenden Lebermoosen sich entwickelten.

Die unter Wasser neugebildeten Sprosse sind gegen den schädigenden Einfluß des Wassers viel resistenter; erst im Sommer starben die meisten Regenerationssprosse unter dem Einfluß höherer Temperatur und helleren Sonnenlichtes in wenigen Tagen ab.

Sehr resistent sind auch die Antheridien. Sie erhielten sich einige Monate fast unverändert, schließlich aber bildete sich im Inneren eine Anzahl Öltropfen von gelblicher Farbe.

Wie zu erwarten war, zeigten sich die Rhizoiden dem Einfluß des Wassers gegenüber wenig empfindlich. Sie wachsen auch unter Wasser noch in die Länge, auch werden an den älteren wie an den neugebildeten Stengelstücken neue Rhizoiden gebildet, welche meistens nur kurz bleiben. Soweit beobachtet werden konnte, sind diese neugebildeten Rhizoiden niemals verpilzt.

d) Die Regenerationserscheinungen.

Die Regeneration von *Alicularia scalaris* bei submerser Lebensweise verläuft in ähnlicher Weise, wie von Kreh angegeben wurde, für abgeschnittene Stücke von anderen Lebermoosen, welche dann auf Torf usw. weiter kultiviert wurden. Während nach Kreh die Kultur in Nährlösungen nicht so leicht gelingt und die Jungermannien überhaupt empfindlich gegen stagnierendes Wasser sind, zeigt sich *Alicularia scalaris* (welche Art von Kreh nicht untersucht wurde) viel weniger empfindlich. Werden, nach mehreren Wochen, submerse Kulturen wiederum trocken gelegt, so wachsen die Pflänzchen anscheinend fast ungestört weiter.

Eigentlich zeigt sich der schädigende Einfluß des Wassers erst, außer durch die Änderungen im Protoplasten, durch die Bildung von Regenerationssprossen. Diese stehen an der Ventralseite, werden endogen angelegt und sind anfänglich von einer großzelligen Scheide umgeben, welche später durchbrochen wird. Die Schei-

denzellen können leicht zu Rhizoiden auswachsen, wodurch, unter günstigen Umständen, eine Bewurzelung des Regenerationssprosses stattfindet.

Die neugebildeten Sprosse krümmen sich bei genügender Lichtintensität alsbald nach oben, während die normalen Alicularia-stämmchen am häufigsten plagiotrop sind. Auch unterscheiden sich die Regenerationssprosse durch ihre Kleinblättrigkeit und durch die größere Länge der Internodien. Die Amphigastrien sind von gleicher Länge wie diejenigen der älteren Stämmchen, sehen aber, durch die Kleinheit der Blätter, verhältnismäßig groß aus.

Wie bei den nach Verletzungen regenerierenden Pflanzen entstehen die Regenerationssprosse unter Wasser hauptsächlich in basipetaler Reihenfolge. Während aber an kurzen abgeschnittenen Stammstücken und an intakten Pflanzen am apikalen Ende bisweilen ganze Büschel von Regenerationssprossen entstehen, ist die Bildung der neuen Zweige an längeren abgeschnittenen Stammstücken viel weniger deutlich polär, ja es kommt vor, daß ein neuer Sproß angelegt wird zwischen zwei schon vorhandenen. Diese intercalare Sproßbildung ist allerdings seltener als die basipetale.

Noch unregelmäßiger ist die Zeit der Entwicklung der ersten Regenerationssprosse. Während bei einigen Stämmchen schon 1½ bis 2 Wochen nach der Submersion die neuen Sprosse angelegt sind, bilden sie sich an anderen Pflänzchen erst nach mehrwöchentlicher Dauer der Submersion. Auch bleiben sie wohl ganz fort; in diesem Falle aber wächst der Hauptstengel ziemlich schnell in die Länge, und diese Innovation hat durch Beblätterung, Farbe usw. ganz die Natur der ventralen Regenerationssprosse.

Daß auch in der Natur die Bildung von Regenerationssprossen nicht so selten ist, erscheint kaum zweifelhaft. An Stellen, wo eine Inundation auf einige Wochen leicht stattfinden kann (wie an Waldbachufern im Herbst und Winter), werden sich die stolonenartigen Zweige alsbald bilden. Solche Pflanzen von *Alicularia scalaris* erinneren dann an *Alicularia compressa* und *A. Breidleri*, bei welchen Arten die Stolonen normal vorkommen.

Werden Stämmchen mit Regenerationssprossen aus dem Wasser genommen und auf Torf, Walderde usw. weiter kultiviert, dann bewurzeln sich die neugebildeten Sprosse alsbald und wachsen zu normalen Pflänzchen aus, die entweder mit der Mutterpflanze verbunden bleiben oder isoliert weiter wachsen können.

Bleiben die Regenerationssprosse unter Wasser, so wird ihr Wachstum bald gehemmt. Ohne zu Grunde zu gehen, nimmt die Länge des Stämmchens und die Größe der Blätter nicht mehr zu; das Wachstum am Vegetationspunkt steht still. Die älteren Blätter sind dann schon lange in ziemlich weitgehender Desorganisation, wenigstens ihr lebendiger Zellinhalt. Einzelne Zellen sind aber gesund geblieben, und von diesen aus fängt ein zweiter Regenerationsprozeß an.

Die intakt gebliebenen Zellen kommen in Gruppen oder auch einzeln vor zwischen den ganz ausgebleichten, toten Zellen. Die Isolation einer Zelle, welche von Kreh durch Zerfallenlassen von

Perianthen in einzelne Zellen herbeigeführt wurde, konnte bei *Alicularia scalaris* auch leicht durch fortgesetzte Kultur unter Wasser erzielt werden. Diese isolierten Zellen oder auch Gruppen von Zellen fangen an, die von Kreh für andere Arten beschriebenen „Sproßvorkeime“ zu bilden.

Die erste Andeutung findet man in der Abrundung der Zelle, deren Wände sich in die benachbarten Zellen hervorwölben und welche auch kuppelförmig über die Blattfläche hervorragt. Zu gleicher Zeit legen sich die Chlorophyllkörner rings an die Zellwände, das Protoplasma erscheint häufig etwas körnig, die Vacuole wird größer, die Ölkörper verhalten sich durchaus verschieden: sie können groß und mattglänzend bleiben, schrumpfen auch wohl etwas zusammen, was jedenfalls von geringer Bedeutung für die kommenden Zellteilungen ist.

Durch die Anhäufung von Chlorophyllkörnern und die Farblosigkeit der umgebenden Zellen erscheinen die Regenerationszellen als große, frisch grüne Gebilde, welche schon bei schwacher Vergrößerung sofort auffallen.

Diese grünen Regenerationszellen teilen sich durch eine senkrecht auf die Blattfläche stehende Wand in zwei gleichgroße Zellen; eine zweite Zellwand, senkrecht auf die erste Wandung stehend, bildet einen dreizelligen Komplex.

Von jetzt ab ist aber die Zellteilung nicht mehr ganz regelmäßig: entweder entstehen noch Zellwände senkrecht oder fast senkrecht zur Blattlamina und es bilden sich Zellplatten oder Zellfaden, oder aber die vierte Zellwand verläuft der Blattebene parallel und es werden tetradenähnliche Zellkörper gebildet. Im letzteren Falle kann die jüngste Zelle zu einem Rhizoide auswachsen.

In dieser Zeit haben sich die neuen Gebilde von der Blattfläche insofern freigemacht, daß sie häufig nur noch durch die Initialzelle damit zusammenhängen. Die Bildung einer Scheitelzelle kann entweder sehr früh stattfinden, oder aber es entstehen ganz unregelmäßige Komplexe, woran keine deutliche Scheitelzelle zu unterscheiden ist.

Sehr häufig variiert auch die Größe der einzelnen Zellen: es können sich zwischen die übrigen, ziemlich gleichgroßen Zellen auch fadenförmige oder blasig aufgetriebene bilden, die später von neuem anfangen, normale Tochterzellen abzuteilen.

Ungeachtet der ungünstigen Umstände bleiben die neuen Sproßvorkeime sehr lange Zeit freudig grün. Bekanntlich stellen die Vorkeime der Lebermoose (wie auch der Laubmoose) weit geringere Anforderungen als die beblätterten Stämmchen. Doch sterben sie, bei fortgesetzter Kultur unter Wasser, schließlich ab.

Aber auch dann ist die Regenerationskraft von *Alicularia scalaris* noch nicht erschöpft. Einzelne grün gebliebene Zellen, welche nur unter etwas günstigeren Umständen zu Sproßvorkeimen hätten auswachsen können, bleiben nun ganz ungeteilt. Sie runden sich zwar mehr oder weniger ab, nehmen aber kaum an Größe zu. Die Chlorophyllkörner teilen sich lebhaft, so daß die ganze Zelle wie eine grüne Kugel aussieht mit einem oder einigen kleineren

Ölkörpern in der Mitte. Weiter treten nun, soweit beobachtet werden konnte, keine Änderungen mehr ein.

Werden die Blattstücke mit solchen grünen Zellen isoliert und in feuchten Kammern in einem sehr flachen Tropfen verdünnter Nährlösung kultiviert, so teilen sich die grünen Zellen durch eine Querwand in zwei gleichgroße Zellen.

Damit haben sie wenigstens ihre Entwickelungsfähigkeit bewiesen. Leider ist es aber nicht gelungen, weitere Entwickelungsstadien zu erhalten. Das Wachstum steht in Nährlösung bald wiederum stille, und bisher konnten mit dem spärlichen Material auf keine andere Weise Kulturen angelegt werden. Auf festem Nährboden (Gelatine oder Agar-Agar mit verdünnter Pfefferscher oder v. d. Cronescher Nährlösung) waren die Resultate dadurch negativ, daß das nicht sterilisierbare Material durch ganze Massen von Pilzen oder Bakterien überwuchert wurde. Es ist aber doch sehr wahrscheinlich, daß aus den grünen Zellen Sproßvorkeime entstehen.

Durch die Anhäufung von Chlorophyll, durch die große Resistenz gegen ungünstige Lebensverhältnisse und durch den Stillstand in der Entwickelung sind die grünen Zellen mit Zysten oder Dauersporen zu vergleichen. Daß sie nicht schon früher beobachtet worden sind, ist wohl dem zuzuschreiben, daß diese Dauerzellen erst auftreten in einem weitgehenden Stadium von Verwesung und nur dann, wenn *Alicularia scalaris* einige Monate lang in stagnierendem Wasser kultiviert worden ist.

Die Dauerzellen sind selten. Sie treten nur hie und da auf, in zahlreichen Blättern fehlen sie ganz. Im Laufe der Kulturen konnten nur etwa dreißig Dauerzellen beobachtet werden, aber vielleicht gibt es andere Lebermoosarten, bei welchen sie sich leichter bilden. Unwillkürlich denkt man dabei an die von Buch beschriebenen endogenen Brutkörner von *Haplozia caespiticia,* eine von *Alicularia scalaris* in Habitus und Lebensweise doch nicht so stark verschiedene Art. Diese Brutkörner, wie die von Goebel beschriebenen Brutkörner von *Aneura* schlüpfen aber aus. Es fragt sich, ob vielleicht auch nicht die Dauerzellen der *Alicularia scalaris* unter geeigneten Bedingungen eine neue Wandung bilden und ausschlüpfen können.

Der Bildung von Regenerationssprossen unter Wasser kommt bei *Alicularia scalaris* jedenfalls nicht dieselbe Bedeutung zu, wie bei *Lophozia inflata,* wo sie bekanntlich an den abgefallenen Perianthen entstehen und, wie Schiffner beschrieben hat, zur vegetativen Vermehrung der Art beitragen. Immerhin kann bei *Alicularia scalaris* jede Blattzelle zu einer Fortpflanzungszelle auswachsen, wenn die Umstände es ermöglichen. Es ist nicht unmöglich, daß bei dieser Art, welche keine Brutkörner bildet, die Dauerzellen zur vegetativen Fortpflanzung dienen, wenn auch nur unter sehr ungünstigen Lebensbedingungen.

Es ist angebracht, hier zu erwähnen, daß bisweilen Blattzellen und Zellen des Stämmchens von grünen Körnern erfüllt erscheinen, aber doch durchaus keine Dauerzellen sind. Die Zellen sind dann eben vollgepfropft mit kleinen grünen Algen, welche

durch irgendwelche Öffnung in der Zellwand eingedrungen sind und sich innerhalb der Zellwand des Lebermooses noch vermehrt haben. In solchen Zellen findet man keine Ölkörper mehr und natürlich findet keine Zweiteilung statt unter etwas günstigen Lebensbedingungen. Oberflächlich können diese Algenkolonien den Dauerzellen recht ähnlich sein.

e) **Abnorme Bildungen.**

An erster Stelle müssen hier die Antheridien erwähnt werden. Werden männliche Pflanzen unter Wasser kultiviert, so wächst der Stengel in die Länge, und in den Achseln der neugebildeten Blätter werden auch wiederum Antheridien angelegt, welche aber niemals zur vollen Entwickelung kommen.

Entweder sind nun die Teilungsvorgänge an den Neugebildeten Antheridien ganz normal (und es ist dann besonders leicht, alle Entwickelungsstadien in den Blattachseln zu finden), oder aber es entstehen ganz abnorm gewachsene Zellkörper an Stelle der Antheridien.

Sie entstehen auf einem mehrzelligen, häufig papillenartig hervorgewölbtem Fuß und bestehen aus einem einfachen oder 2 bis 3 Zellen dickem Faden, der an der Spitze bisweilen eine rudimentäre Antheridie bildet. Der Zellfaden ist also wohl der abnorm gewachsene Stiel. Er ist dann auch vollständig chlorophyllfrei, häufig aber etwas braun gefärbt.

Eigentümlich ist die Abwechselung von Ein- und Mehrzelligkeit auf Querschnitt.

Wie schon oben erwähnt, sind die neugebildeten Amphigastrien nicht normal. Häufig sind die Zellwände etwas gebräunt, und recht eigentümlich ist die reichliche Bildung von Schleimzellen sowohl an der Spitze wie auf seitlichen Blattzähnen. Die Form der Amphigastrien, gewöhnlich eine länglich dreieckige, variiert bei den Regenerationssprossen ziemlich stark zwischen fast linealisch und sehr breit herzförmig. Jedenfalls ist der Rand der neugebildeten Amphigastrien gezahnt und reichlich mit Schleimzellen besetzt. Einzelne Zellen an der Basis der Amphigastrien können zu kurzen Rhizoiden auswachsen.

Auch die Rhizoiden zeigen Abnormitäten, wenn auch selten. Unter Wasser bleibt, besonders an den wurzelnden Pflänzchen, die Bildung von Rhizoiden nicht stillstehen. Sie werden lang und dünn, sind wasserhell und bleiben pilzfrei. Es kommt aber vor, daß an der Spitze sich Chlorophyllkörner ansammeln. Weil auch Kreh erwähnt, daß junge Rhizoiden in Sprosse umgewandelt werden können, so ist diese Chlorophyllansammlung wahrscheinlich ein erster Schritt in die Richtnng dieser Regenerationsweise, welche dann ebenfalls durch submerse Kultur bei *Alicularia scalaris* eingeleitet werden kann.

Die normalen Blätter der *Alicularia scalaris* zeigen an einer Pflanze kaum einige Formverschiedenheiten. Es wird also wohl wiederum durch das Wasser verursacht, daß ziemlich bedeutende

Differenzen in der Blattform an den Regenerationssprossen auftreten. Sehr oft kommt Einbuchtung des oberen Blattrandes vor, eine Eigentümlichkeit, welche bei *Alicularia Breidleri* normal ist, aber auch bei *A. compressa* und *A. geoscypha* an vielen Blättern vorkommt.

Daß die Einkerbung (welche mitunter bis zu $^1/_4$ der Blattspreite reichen kann) auch bei Standortvaritäten von *A. scalaris* vorkommt, ist wohl gewiß, aber ebenso sicher muß einer solchen Abweichung keine systematische Bedeutung zugeschrieben werden.

Literatur.

Buch, H., Über die Brutorgane der Lebermoose. Diss. Helsingfors 1911.

Kreh, W., Über die Regeneration der Lebermoose. (Nova Acta Acad. Caes. Leop. Car. Od. 90. 1909. p. 213—301.) Dort auch alle ältere Literatur.

Lieboldt, E., Über die Wirkung wässeriger Lösungen oberflächenaktiver Substanzen auf die Chlorophyllkörner. (Zeitschr. f. Bot. V. p. 65—113.)

Schiffner, K., Ein Kapitel zur Biologie der Lebermoose. (Festschrift für Ascherson. 1904.)

Figurenerklärung.

Fig. 1. Sproßvorkeime von *Alicularia scalaris*, bei submersen Kulturen entstanden. Verschiedene Entwickelungszustände: 1 u. 2: Initialzelle; 3 u. 4: Zweizellige Stadien; 5, 6, 7: Dreizellig; 8, 9, 10: Verschiedene vierzellige Stadien, in 8 ist eine Zelle zu einem Rhizoid ausgewachsen; 11—16: Mehrzellige Stadien in verschiedenen Zuständen.

Fig. 2. Dauerzellen von *Alicularia scalaris*: 1. Aus einer Randzelle entstanden; 2 u. 3: Aus einer Spreitenzelle entstanden; 4: Auftreten einer ersten Teilungswand.

Fig. 3: Abnorme Antheridien.

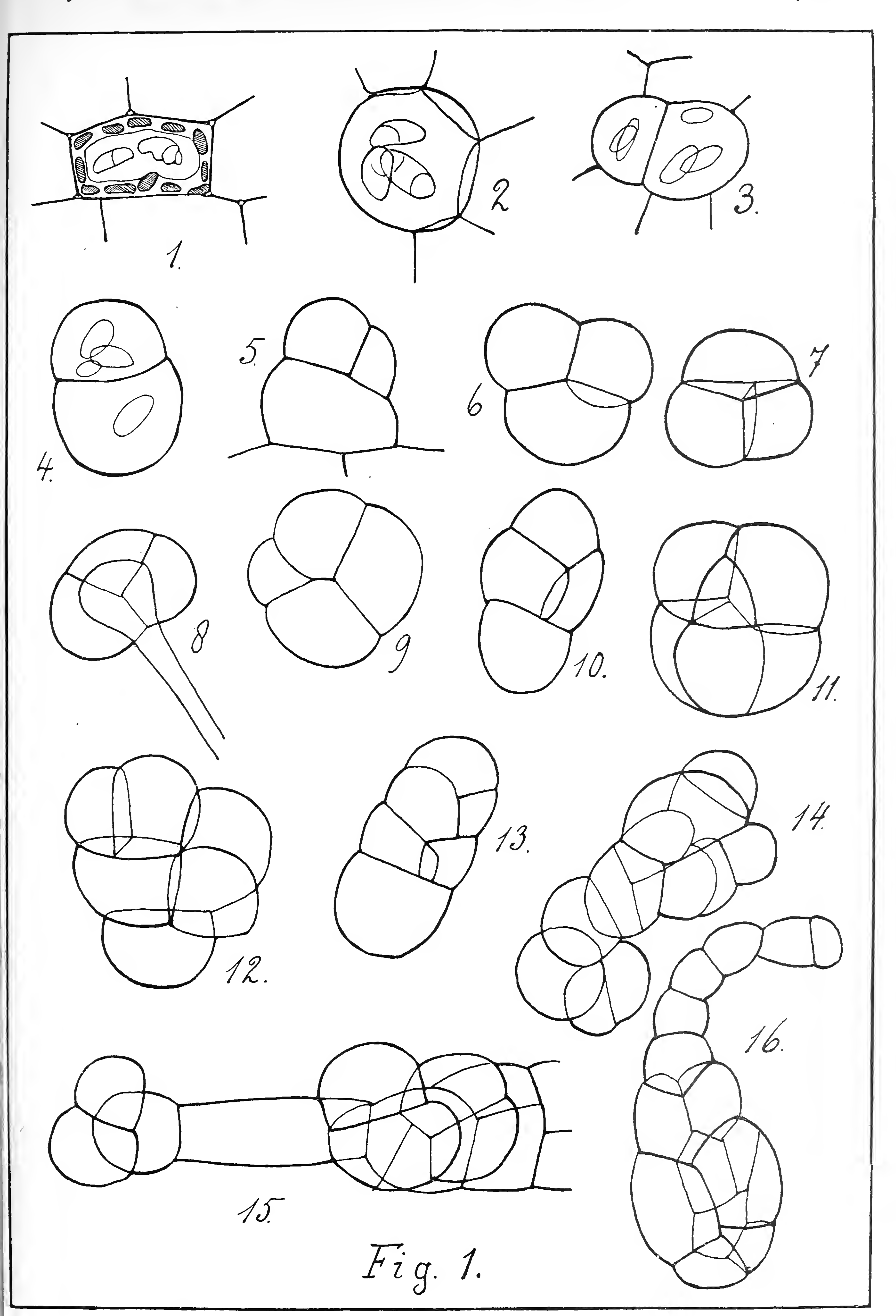


Fig. 1.



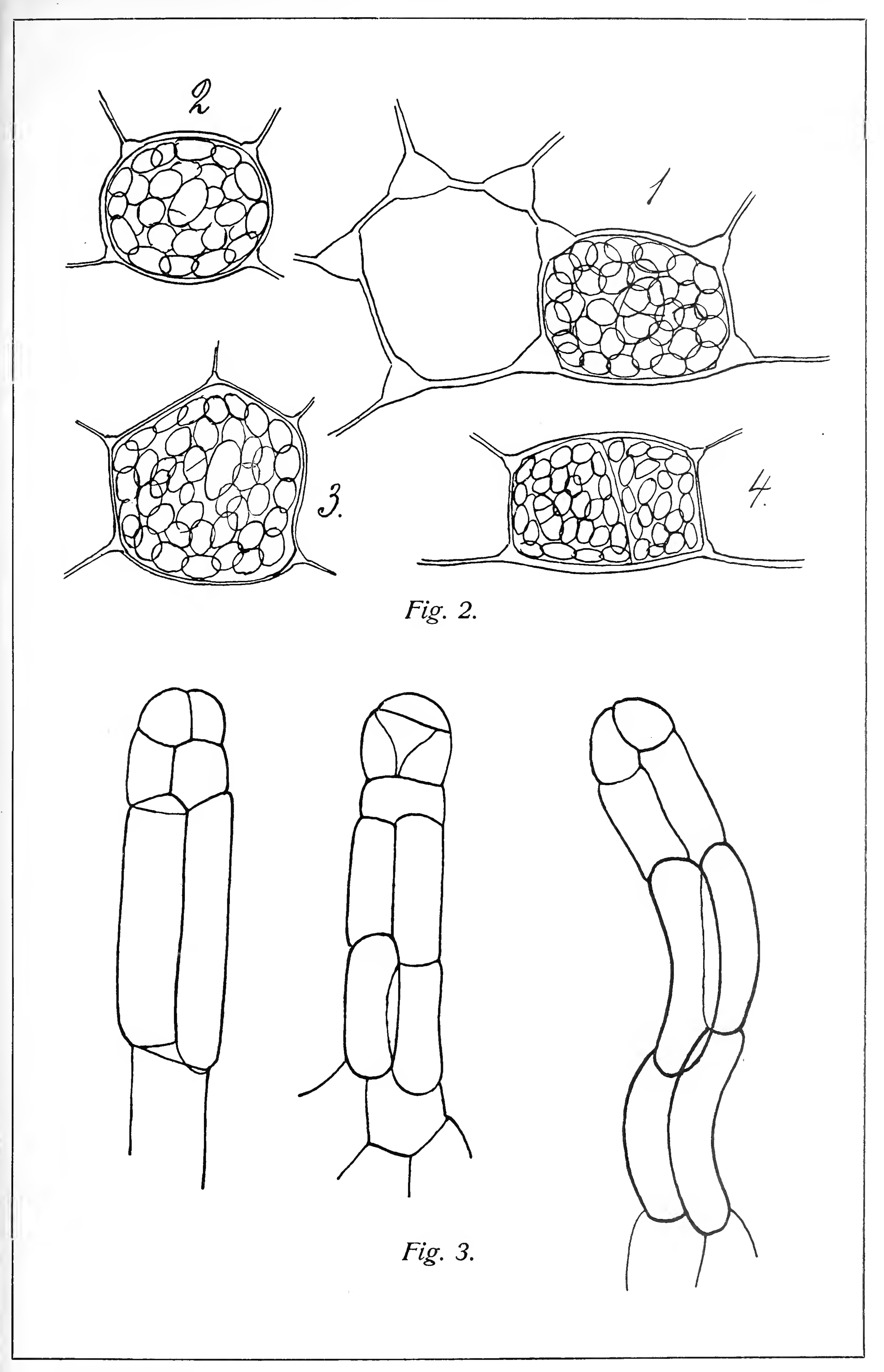


Fig. 2.

Fig. 3.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY





